

ECOLOGIA DE HEMIEPÍFITAS  
ESTRANGULADORAS NO PARQUE ESTADUAL  
DA ILHA DO CARDOSO

LUÍS FRANCISCO MELLO COELHO

Dissertação apresentada ao Instituto de  
Biotecnologia da Universidade Estadual  
Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Campus  
de Rio Claro, para a obtenção do título de  
Mestre em Ciências Biológicas (Área de  
Concentração: Biologia Vegetal).

Rio Claro  
Estado de São Paulo – Brasil  
Novembro de 2005

ECOLOGIA DE HEMIEPÍFITAS  
ESTRANGULADORAS NO PARQUE ESTADUAL  
DA ILHA DO CARDOSO

LUÍS FRANCISCO MELLO COELHO

Orientador: Prof. Dr. MARCO AURÉLIO PIZO

Dissertação apresentada ao Instituto de  
Biotecnologia da Universidade Estadual  
Paulista “Julio de Mesquita Filho”,  
Campus de Rio Claro, para a obtenção  
do título de Mestre em Ciências  
Biológicas (Área de Concentração:  
Biologia Vegetal).

Rio Claro  
Estado de São Paulo – Brasil  
Novembro de 2005

## AGRADECIMENTOS

Ao meu pai, minha mãe e minha irmã pelo apoio e compreensão irrestritos durante todos os anos da minha vida.

Ao prof. Dr. Marco Aurélio Pizo pelo apoio e encorajamento durante todo o período do meu mestrado e pelas valorosas sugestões e críticas durante a elaboração da versão final da dissertação.

Ao Dr. Sergio Romaniuc e a Livia Ribeiro do Instituto de Botânica de São Paulo pelos esclarecimentos sobre a taxonomia de figueiras.

Ao prof. Dr. Sérgio Ribeiro da Universidade Federal de Ouro Preto e a profa. Dra. Talita Fontoura da Universidade Estadual de Santa Cruz, pelos esforços em estabelecer um programa de treinamento em ecologia de dossel florestal no Brasil. E a todos os participantes do curso de Ecologia de Dossel realizado em 2003.

Ao CNPq pela bolsa de estudos concedida através do programa de pós-graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica da UNESP de Rio Claro e à Idea Wild pelos equipamentos cedidos ao projeto.

Ao Grupo de Fenologia e Dispersão de Sementes da UNESP de Rio Claro, ao Instituto de Pesquisas Cananéia (IPEC) e direção do Parque Estadual da Ilha do Cardoso pelo apoio logístico durante o período de campo.

Ao prof. Dr. José V. Elias Bernardi da Universidade Federal de Rondônia, por ter me cedido uma cópia do mapa da Ilha do Cardoso digitalizado.

Ao Marcelo Carvalho (Passos) que me acompanhou por mais de dois terços do período de campo, pela amizade e companheirismo durante esse período. Passos, valeu mesmo!!

Ao Luiz Alberti, ao Carleto, ao Banana, ao Rodrigo (Bozo) e ao Pepininho que me ajudaram durante as etapas finais do campo. Muito obrigado a todos pela ajuda e pela excelente companhia.

A todos os pesquisadores com os quais convivi e troquei experiências durante o período que estivemos juntos na Ilha do Cardoso.

À Maria e ao Márcio pelos excelentes momentos regados a boa comida e muita música na pousada Via Maria.

Aos moradores da comunidade de Itacuruçá, pelas conversas e forrós no bar do Serginho e aos monitores ambientais Selmo, Rafael, Juninho e Ari pela amizade e pela troca de figurinhas da Ilha do Cardoso.

A todos novos amigos que fiz em Cananéia, especialmente a Helô e a galera do IPeC, e a toda a velha guarda rio-clarense e paulistana, valeu galera!!

## ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS .....	ii
ÍNDICE DE TABELAS .....	v
RESUMO .....	vi
ABSTRACT .....	ix
1-INTRODUÇÃO .....	1
2. REVISÃO DA LITERATURA .....	4
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	12
3.1 Área de estudo .....	12
3.2 Metodologia .....	17
3.3 Análise dos Dados .....	22
4-RESULTADOS .....	25
4.1 Riqueza e densidade .....	25
4.2 Estrutura e hierarquia de tamanho .....	28
4.3 Padrões de distribuição espacial .....	31
4.4 Uso do dossel florestal .....	35
5-DISCUSSÃO .....	44
5.1 Riqueza e densidade .....	44
5.2 Estrutura e hierarquia de tamanho .....	49
5.3 Padrões de distribuição espacial .....	54
5.4 Uso do dossel florestal .....	60
6-CONCLUSÕES .....	66
7-CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	68
8-LITERATURA CITADA .....	70
APÊNDICE .....	77
Anexo 1 : fotos de <i>Coussapoa microcarpa</i> .....	78
Anexo 2 fotos das espécies de <i>Ficus</i> .....	80

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1 - Mapa topográfico da Ilha do Cardoso, com drenagem representada, e com linhas de nível desenhadas de 200 em 200 m. modificado a partir de Melo (1993).....14
- Figura 2 - Mapa temático dos tipos de vegetação ocorrentes na Ilha do Cardoso. Fonte: Bernardi, 2001.....15
- Figura 3 - Vista da planície e encosta a partir do Núcleo Perequê. As regiões A e B, indicam no mapa os locais de amostragem para as áreas de planície e encosta respectivamente, a estrada avistada na foto é a transcardoso (foto de EDUARDO NAKANO).....16
- Figura 4 - Mapa com a localização das três trilhas de estudo (em vermelho) com o contorno das parcelas em preto e os respectivos nomes das trilhas. © indica a localização do alojamento e o triângulo verde a localização de uma represa desativada de pequeno porte.....17
- Figura 5 - Distribuição por classes de ARP (área da secção da raiz à altura do peito em  $\text{cm}^2$ ) de *Coussapoa microcarpa* (N = 125) amostrados nas áreas de encosta e planície do Parque Estadual da Ilha do Cardoso. A diferença entre cada classe contígua equivale a uma diferença de 10 cm de diâmetro.....28
- Figura 6 - Distribuição por classes de ARP (área da secção da raiz à altura do peito em  $\text{cm}^2$ ) de *Ficus* spp. (N = 28) amostrados nas áreas de encosta e planície do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, a

diferença entre cada classe contígua equivale a uma diferença de 10 cm de diâmetro.....	28
Figura 7 - Distribuição por classes de altura máxima (m) dos indivíduos de Coussapoa ((a), N = 84) e Ficus spp. ((b), N = 22) nos dois ambientes amostrados no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	29
Figura 8 - Curvas de Lorenz, referentes às medidas de ARP (área da secção da raiz à altura do peito em cm <sup>2</sup> ) para as Coussapoas (N = 125) e as Ficus spp. (N = 28) amostradas no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	30
Figura 9 - Distribuição espacial da hemiepífitas amostradas na trilha da Captação.....	32
Figura 10 - Distribuição espacial da hemiepífitas amostradas na trilha D&E....	32
Figura 11 - Distribuição espacial de Coussapoa microcarpa na trilha da Encosta no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	33
Figura 12 - Distribuição espacial de Ficus spp. amostrados na trilha da Encosta no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	34
Figura 13 - Estatísticas descritivas para a altura de estabelecimento para: (a) Coussapoa (N <sub>planície</sub> = 54, N <sub>encosta</sub> = 46) e (b) Ficus (N <sub>planície</sub> = 18, N <sub>encosta</sub> = 14). Onde $\square$ = média, $\square$ = $\pm$ Erro Padrão e $\perp$ = $\pm$ Desvio Padrão.....	35
Figura 14 – Distribuição por classes de altura de estabelecimento para jovens (não reprodutivos, N = 41) e adultos (reprodutivos, N = 22) de Coussapoa microcarpa amostrados no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	36
Figura 15 - Distribuição por classes de altura máxima dos hospedeiros dos indivíduos de (a) Coussapoa, N = 97 e (b) Ficus, N = 29 amostrados no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	37
Figura 16 - Distribuição por classes de diâmetro na altura do peito (cm) dos hospedeiros dos indivíduos de (a) Coussapoa, N = 124 e (b) Ficus, N = 35 amostrados no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	38
Figura 17 - Locais de estabelecimento para indivíduos de (a) Coussapoa (N = 64) e (b) Ficus (N = 18) amostradas no Parque Estadual da Ilha do	

Cardoso. Legenda: I- forquilha, II- sobre tronco, III- sobre galho, IV- nó, V- fenda e VI- topo de galho morto.....	39
Figura 18 - Locais de estabelecimento para jovens (N = 38) e adultos (N = 17) de <i>Coussapoa microcarpa</i> amostrados no Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Legenda: I- forquilha, II- sobre tronco, III- sobre galho, IV- nó.....	40
Figura 19 – Distribuição por tipo de substrato para indivíduos de <i>Coussapoa</i> (N = 27) e <i>Ficus</i> (N = 9) amostrados no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	40
Figura 20 - Correlação de Spearman entre DHOLE (diâmetro do hospedeiro no local de estabelecimento) e DALE (diâmetro da hemiepífita no local de estabelecimento) para os indivíduos de (a) <i>Coussapoa</i> (N = 54) e (b) <i>Ficus</i> (N = 18) amostrados no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	41

## ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1 - Número de indivíduos para as espécies de hemiepífitas amostradas no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.....	26
Tabela 2 - Densidade das hemiepífitas estranguladoras amostradas nas parcelas montadas no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, com o número de indivíduos amostrados entre parênteses.....	27
Tabela 3 - Estatísticas descritivas para diâmetro do hospedeiro no local de estabelecimento das hospedeiros de <i>Ficus</i> e <i>Coussapoa</i> amostrados na ilha do Cardoso.....	42
Tabela 4 - Indicadores de dano ao hospedeira por <i>Ficus</i> e <i>Coussapoa</i> . Legenda: Qu = número de hospedeiros cujo local de estabelecimento quebrou, In = número de hospedeiros com local de estabelecimento intacto, VL = número de indivíduos de vida livre, Hemi = número de hemiepífitas.....	43
Tabela 5 - Densidade e diversidade de figueiras estranguladoras em outros estudos. Legenda para as Fases da vida de uma hemiepífitas primária: Epi = epífita; Hemi = hemiepífitas; VL = vida livre; Ad = indivíduos reprodutivos.....	47

## RESUMO

### ECOLOGIA DE HEMIEPÍFITAS ESTRANGULADORAS NO PARQUE ESTADUAL DA ILHA DO CARDOSO

Hemiepífitas estranguladoras são plantas que crescem sobre árvores (hospedeiros) e posteriormente enviam raízes para conexão com o solo. Depois de alcançar o estoque de água e nutrientes do solo se desenvolvem até atingir um grande porte e se tornarem capazes de se auto sustentar. Durante seu desenvolvimento competem com os hospedeiros por oportunidades de expansão da copa e por água e nutrientes do solo, além de afetarem negativamente a translocação de água e nutrientes pelo sistema vascular de seu hospedeiro devido à constrição provocada no fuste e galhos do hospedeiro pelo sistema de raízes estrangulantes típico dessas plantas. Podendo provocar assim a morte prematura das hospedeiras. Apesar de serem componentes importantes de florestas tropicais, estudos sobre a estrutura populacional de hemiepífitas estranguladoras são raros, aspecto este que norteou os objetivos do presente trabalho, que tem como proposta levantar a riqueza e densidade das hemiepífitas estranguladoras, analisar e comparar a estrutura populacional e as formas de utilização do dossel florestal entre os gêneros estudados. O estudo foi conduzido nas áreas de Floresta Tropical Pluvial da Serra do Mar e de Floresta Tropical Pluvial de Planície Litorânea, ambas situadas no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC), no extremo sul do litoral paulista. Foram percorridas uma trilha na encosta (1,2 km) e duas na planície (500 m e 460 m). Todas as hemiepífitas estranguladoras conectadas ao solo localizadas a 7 m de

cada lado da trilha da encosta e a 10 m de cada lado das trilhas da planície foram amostradas, totalizando 1,68 ha amostrados na encosta e 1,74 ha amostrados na planície. As áreas amostradas na planície e na encosta foram subdivididas em parcelas de 100 m<sup>2</sup> para análise do padrão de distribuição espacial dos gêneros. De cada hemiepífita amostrada foram coletados o perímetro da raiz na altura do peito (convertido posteriormente para área da secção da raiz - ARP), a altura e local de estabelecimento na hospedeira, a altura máxima da hemiepífita, o diâmetro do caule da hemiepífita logo acima do local de estabelecimento e o substrato presente no local de estabelecimento. Das hospedeiras foram registrados a altura máxima, o diâmetro na altura do peito e o diâmetro na altura do local de estabelecimento. Também se registrou a quebra do local de estabelecimento causada pelo desenvolvimento da hemiepífita e o número de hemiepífitas que atingiram o estágio de vida livre. Foram amostradas sete espécies de hemiepífitas estranguladoras, *Coussapoa microcarpa* (Schott) Rizzini (Cecropiaceae) e seis espécies de *Ficus* (Moraceae). *Coussapoa microcarpa* foi cerca de quatro vezes mais abundante que *Ficus* spp. (36 e 8 ind/ha, respectivamente). Entretanto, a somatória dos valores de ARP para figueiras foi quase três vezes maior que para coussapoas, atestando o maior porte alcançado pelos representantes do gênero *Ficus*. A distribuição da população de *C. microcarpa* por classes de tamanho foi mais contínua que para figueiras, indicando uma maior capacidade de regeneração da população de coussapoa. O padrão de distribuição espacial de ambos os gêneros parece tender para o aleatório, principalmente no caso das coussapoas, que aparentam ser extremamente generalistas quanto à especificidade do hospedeiro. Os indivíduos estudados se estabeleceram predominantemente no sub-bosque e alocaram sua copa no dossel florestal. As figueiras são aparentemente mais exigentes quanto à altura de estabelecimento em seus hospedeiros, pois apenas para elas a altura de estabelecimento foi significativamente maior na encosta. Os locais de estabelecimento no hospedeiro não foram significativamente diferentes entre os dois gêneros, que ocorreram predominantemente sobre forquilhas. Quanto ao diâmetro do local de estabelecimento, figueiras se estabeleceram em locais com diâmetro

significativamente maior que as coussapoas, que por sua vez foi a única espécie que apresentou correlação significativa entre o diâmetro do caule da hemiepífita logo acima do local de estabelecimento e o diâmetro do hospedeiro no local de estabelecimento. Aparentemente os melhores lugares para o desenvolvimento das coussapoas não condizem com os locais mais comuns de estabelecimento, pois houve diferença entre juvenis e adultos de *C. microcarpa* quanto aos locais de estabelecimento e o diâmetro desses locais nos hospedeiros. Apesar dos jovens ocorrerem com freqüência sobre nós de suas hospedeiras e sobre galhos ou tronco de pequeno diâmetro, não foram amostrados adultos estabelecidos sobre locais com estas características. Os dois gêneros amostrados causam dano letal ao hospedeiro e não diferem quanto ao tipo ou freqüência do impacto sobre os hospedeiros, apesar dos diferentes padrões morfológicos do sistema de raízes estrangulantes de cada gênero. As hemiepífitas estranguladoras ocorrem em alta densidade na Ilha do Cardoso e, pelos aspectos de sua ecologia aqui investigados, exercem importante papel na estrutura e regeneração do dossel florestal.

Palavras chave: Hemiepífitas, mata-pau, figueira, *Ficus*, *Coussapoa*, Mata Atlântica, ecologia de dossel, estrutura de população.

**ABSTRACT****ECOLOGY OF STRANGLING HEMIEPIPHYTES IN CARDOSO ISLAND  
STATE PARK**

Strangling hemiepiphytes are plants that grow in trees (hosts) and later send their roots to connect with the soil. After reaching the water supply and nutrients in the soil, they evolve to a considerable size and are capable of self-support. Throughout their development they compete with their hosts for opportunities to expand their crowns and to get water and soil nutrients, besides negatively affecting water and nutrients translocation through the vascular system of their host by constricting the host trunk and branch using the root-constrictor system typical of such plants. Therefore, they can cause premature death of their hosts. Despite being important elements in tropical forests, studies of the population structure of strangling hemiepiphytes are rare. This study aims at investigating the richness and density of these strangling hemiepiphytes to further compare population structure of two genera and the ways each uses the forest canopy. The study was conducted in the Plain Tropical Forest and in the Slope Tropical Forest areas within the Cardoso Island State Park (PEIC), situated in the extreme south of the coast of the state of São Paulo, southeast Brazil. One trail (1.2 km length) was explored on the slope, and two other on the plain (500 m and 460 m). All the strangling hemiepiphytes connected to the soil at 7 m on each side of the slope trail and at 10 m of each plain trail were sampled, totaling 1.68 ha sampled for the slope and 1.74 ha sampled for the plain. The areas

sampled in the plain and in the slope were subdivided in contiguous plots of 100 sq meters each for the analysis of spatial distribution pattern of the genera. For each sampled strangling hemiepiphyte data collected was the root perimeter at breast height (later converted to the root section area -ABR), height and establishment site in the host tree, the hemiepiphyte maximum height, the diameter of the hemiepiphyte stem located just above the establishment point, and the existing substrate in the establishment spot. For the hosts, data collected was maximum height, diameter at breast height and diameter at establishment point. It was also recorded the breach of the host in the establishment site caused by the hemiepiphyte growth and the number of hemiepiphytes that reached the free-standing stage. Seven species of strangling hemiepiphytes *Coussapoa microcarpa* (Cecropiaceae) and six species of *Ficus* (Moraceae) have been sampled. *Coussapoa microcarpa* (coussapoa(s)) were four times more abundant than *Ficus* spp. (36 and 8 ind/ha, respectively). However, the total ABR for *Ficus* trees was nearly three times higher than for coussapoas, confirming the bigger size achieved by the *Ficus* genus. The distribution of *C. microcarpa* population per size classes was more continuous than for *Ficus* trees, indicating a higher capacity of regeneration for the *coussapoa* population. The spatial distribution pattern for both genera seems to be random, especially in the case of coussapoas, which seem to be extremely more generalistic regarding hosts specificities. Both genera established themselves predominantly in the understory and located their crowns in the forest canopy. *Ficus* trees are apparently more demanding about their host height for establishment, since only for them hosts height was significantly higher in the slope area. Heights of establishment sites in the host were not significantly different between the two genera, and they occurred predominantly on forks. As for the diameter in the establishment sites, *Ficus* trees settled on sites with a significantly wider diameter than the ones chosen by coussapoas, which, in turn, were the only genus to present a strong correlation between the hemiepiphyte stem diameter just above the establishment site and the host diameter in the place of settlement. Apparently the best places for coussapoas grow and eventually reach maturity do not coincide with the most common

establishment sites, since differences were observed between *C. microcarpa* young and adults regarding the settlement places and the diameter of such places in the hosts. Although the young ones frequently occur on knots and on branches or small diameter trunks, no adults were sampled in places with the previous features. Both sampled genera cause lethal damage to the host and do not differ in terms of type or frequency of impact over the hosts, despite the different morphological patterns in the strangling roots systems of each genus. The strangling hemiepiphytes occur in a high density on Cardoso island, and, because of their distinctive biological aspects discussed above, play an important role in the structuring and regeneration of forest canopy.

Key words: Hemiepiphytes, strangler, fig, *Ficus*, *Coussapoa*, atlantic rainforest, canopy ecology, population structure.

## 1-INTRODUÇÃO

O dossel é considerado física e biologicamente como um dos mais importantes componentes das florestas tropicais porém, paradoxalmente, é um dos ambientes florestais menos conhecido do mundo.

As epífitas são elementos característicos do dossel de florestas tropicais. São plantas que crescem sobre troncos e galhos de árvores, porém sem manter nenhuma relação metabólica com elas. Suas sementes são dispersas tipicamente por aves, mamíferos e pelo vento (BENZING, 1995; GONÇALVES & WAECHTER, 2003). As plantas que sustentam as epífitas são denominadas forófitos, hospedeiras ou simplesmente suporte. As epífitas são divididas em holoepífitas, ou epífitas verdadeiras, que são aquelas que cumprem todas as etapas de seu ciclo vital sobre o hospedeiro (ZOTZ & ANDRADE, 2002), e hemiepífitas, que mudam a estratégia de sobrevivência durante seu tempo de vida, permanecendo conectadas ao solo durante parte de seu desenvolvimento (MOFFETT, 1993).

As hemiepífitas são classificadas em primárias ou secundárias e em lenhosas ou herbáceas. Primárias são aquelas que germinam sobre uma árvore como epífitas e posteriormente lançam suas raízes ao solo, e as secundárias nascem no solo e ascendem pelo tronco das hospedeiras, podendo perder posteriormente o contato com o solo (ZOTZ & ANDRADE, 2002). As hemiepífitas secundárias são em sua maioria monocotiledôneas e pertencem principalmente à família Araceae (ZOTZ & ANDRADE, 2002).

Entre as hemiepífitas primárias lenhosas se destacam as estranguladoras. Essas plantas iniciam a vida sobre árvores, seu sistema de raiz primário é efêmero e responsável por assegurar a fixação e nutrição da hemiepífita durante a fase epifítica de seu desenvolvimento (PRÓSPERI *et al.*, 2001), podendo, inclusive, armazenar água e nutrientes em raízes tuberosas (WILLIAN-LINERA & LAWTON, 1995; ver anexo 2). Posteriormente as plântulas lançam raízes adventícias com rápido crescimento que, após alcançar o solo, começam a envolver o hospedeiro e afetar por constrição a translocação de água e nutrientes ao longo dos vasos do fuste e galhos (PRÓSPERI *et al.*, 2001; ZOTS & ANDRADE, 2002). Esse processo associado à competição por espaço e luz entre as copas da hospedeira e da hemiepífita e à competição por água e nutrientes entre suas raízes, freqüentemente culmina com a morte do hospedeiro (LAWTON & WILLIAMS-LINERA, 1996). Geralmente nesse momento a hemiepífita possui um sistema de raízes adventícias capazes de suportá-la. Portanto as hemiepífitas estranguladoras atravessam três fases durante seu desenvolvimento: epifítica, hemiepifítica e arbórea ou de vida livre. Os representantes mais conhecidos dessa guilda são as figueiras mata-pau (*Ficus*, Moraceae).

Apesar das hemiepífitas primárias constituírem um importante componente físico e ecológico em muitos ecossistemas tropicais, e ser comum a coexistência de diversas espécies de hemiepífitas estranguladoras em uma mesma área (JANZEN, 1979; TODZIA, 1986; MICHALOUD & MICHALOUD-PELLETIER, 1987), o conhecimento sobre essas plantas é muito pequeno e concentrado no gênero *Ficus* (CLARK & CLARK, 1990; WILLIAN-LINERA & LAWTON, 1995). Estudos realizados com o gênero *Ficus* mostraram que a densidade e adistribuição das figueiras hemiepífitas estão associadas a uma série de fatores que influenciam na sua germinação e estabelecimento, tais como luminosidade, predação de sementes, umidade, presença de dispersores de sementes e local de deposição das sementes nos hospedeiros (LAMAN, 1995a; ATHREYA, 1999), além de características associadas às árvores hospedeiras, como textura da casca, arquitetura da copa da hospedeira e presença de nutrientes em fendas, forquilhas ou no tronco do hospedeiro

(LAMAN, 1996a; DANIELS & LAWTON, 1991; MICHALOUD & MICHALOUD-PELLETIER, 1987). A importância ecológica das hemiepífitas primárias tem sido associada ao seu papel na estrutura e dinâmica do dossel florestal (PRÓSPERI *et al.*, 2001; LAWTON & WILLIANS-LINERA, 1996) e à importância de seus frutos como recurso alimentar para frugívoros, especialmente no caso do gênero *Ficus* (TERBORGH, 1986).

Esse estudo enfocou algumas características ecológicas e populacionais de dois gêneros de hemiepífitas estranguladoras presentes na Mata Atlântica do litoral sudeste de São Paulo, *Ficus* (Moraceae) e *Coussapoa* (Cecropiaceae). O gênero *Ficus* possui 59 espécies no Brasil (CARAUTA, 1989), 54 pertencentes ao subgênero *Urostigma* no qual o hemiepifitismo é freqüente e cinco ao subgênero *Pharmacosycea* em que o hemiepifitismo é raro. Pelo menos 15 espécies de figueiras já foram registradas no estado de São Paulo (CARAUTA, 2002), entretanto a taxonomia desse grupo ainda está pouco definida e cada espécie apresenta freqüentemente mais de uma sinonímia botânica (CARAUTA, 2002). O gênero *Coussapoa* é exclusivo dos neotrópicos e menos conhecido, existindo divergência até mesmo quanto a sua manutenção na família Cecropiaceae, pois suas características taxonômicas o aproximam da família Moraceae (SERGIO ROMANIUC, comunicação pessoal). São conhecidas 20 espécies de *Coussapoa* com hábito hemiepifítico (WILLIANS-LINERA & LAWTON, 1995), entretanto o conhecimento das espécies nativas do Brasil é restrito a levantamentos florísticos e fitossociológicos (RIBEIRO *et al.*, 1999; DIAS, 2005).

Este trabalho analisa a riqueza e densidade das hemiepífitas estranguladoras, compara a estrutura populacional e as formas de utilização do dossel florestal pelos dois gêneros estudados. Especificamente pretende-se responder às seguintes perguntas: (1) os gêneros amostrados diferem quanto aos locais, altura e substrato de estabelecimento nos hospedeiros? (2) jovens e adultos de *Coussapoa microcarpa* (Schott) Rizzini diferem quanto aos locais, altura e substrato de estabelecimento nos hospedeiros? (3) os gêneros estudados diferem quanto ao tipo e intensidade de dano causado sobre os hospedeiros?

## 2. REVISÃO DA LITERATURA

O hábito epifítico propicia numerosas vantagens para as plantas. Aumentar a disponibilidade de luz é a mais evidente, mas as epífitas também evitam os efeitos negativos da inundação e do fogo (WILLIAMS-LINERA & LAWTON, 1995). PUTZ & SUSILO (1994) verificaram que figueiras hemiepífitas adultas desenvolvem, por meio de brotamentos, novas conexões com o solo quando a parte basal de suas raízes é destruída pelo fogo. Porém estudos relacionando o efeito de incêndios e inundações sobre a dinâmica de populações de hemiepífitas são raros.

Contudo, por não manterem contato com o solo, a fase epifítica das hemiepífitas enfrenta sérias restrições ambientais como, por exemplo, escassez de água e nutrientes, o que leva estas plantas a dependerem dos recursos retidos sobre seu local de estabelecimento e da umidade proporcionada pelas chuvas, pelo orvalho e por neblinas (DISLICH, 1996). Algumas adaptações parecem ter surgido para contornar essa limitação. Por exemplo, o sistema fotossintético CAM (Metabolismo Ácido das Crassuláceas), típico de algumas clusiáceas hemiepífitas, através do qual as plantas minimizam a perda de água durante a absorção de CO<sub>2</sub> realizando esse processo durante a noite e armazenando o CO<sub>2</sub> no interior das folhas até o dia seguinte, quando utilizam-no na presença de luz (TING *et al.*, 1987) ou no caso das figueiras, que possuem uma menor densidade de estômatos nas folhas durante a fase epifítica em relação à fase hemiepifítica (HOLBROOK & PUTZ, 1996). Adaptações morfológicas também podem ser notadas, como os tanques

formados por bromélias para acúmulo de água e o padrão estolonífero de algumas hemiepífitas (aráceas) que otimizam a área de substrato disponível em relação à biomassa do indivíduo (DISLISH, 1996). A maior intensidade de ventos e a instabilidade inerente ao tipo de substrato representam dificuldades adicionais enfrentadas pelas hemiepífitas, pois os galhos do hospedeiro estão em constante crescimento e são suscetíveis à quebra (ZOTZ & ANDRADE, 2002).

São conhecidas 823 espécies de hemiepífitas primárias com distribuição pantropical e agrupadas em 40 gêneros e 23 famílias (WILLIANS-LINERA & LAWTON, 1995; PRÓSPERI *et al.*, 2001). A maioria delas são lenhosas e pertencentes às famílias Moraceae, Clusiaceae, Araliaceae e Cecropiaceae. A distribuição filogenética do hábito hemiepifítico sugere que essa forma de vida evoluiu independentemente em várias famílias de plantas (WILLIANS-LINERA & LAWTON, 1995).

Os gêneros *Ficus* (Moraceae), *Clusia* (Clusiaceae), *Schefflera* (Araliaceae), *Coussapoa* (Cecropiaceae) e os gêneros de Melastomataceae *Blakea* e *Topobea* agregam 90% de todas as hemiepífitas primárias conhecidas (WILLIANS-LINERA & LAWTON, 1995). O gênero *Ficus* conta com cerca de 800 espécies com distribuição pantropical, das quais cerca de 500 são hemiepífitas. Das 145 espécies conhecidas do gênero *Clusia*, 85 espécies apresentam hábito hemiepifítico, na maioria das vezes facultativo. Clusiáceas são distribuídas na região tropical dos continentes americano e africano. O gênero *Schefflera* é composto por 200 espécies com distribuição pantropical, com 60 espécies de hemiepífitas. Os dois gêneros de melastomatácea abrangem 120 espécies distribuídas nos neotrópicos, das quais 80 são hemiepífitas. Dentre as 45 espécies de *Coussapoa* apenas 20 possuem hábito hemiepifítico. Entretanto, aparentemente apenas *Ficus* e *Coussapoa* causam dano letal ao hospedeiro (TING *et al.*, 1987).

Além da alta diversidade, as hemiepífitas compreendem um grupo de grande variedade em relação às formas de crescimento. PRÓSPERI *et al.* (2001) reconheceram três hábitos para hemiepífitas primárias, arborescente, arbustivo e lianescente. As arborescentes são aquelas que apresentam

crescimento ereto a partir do local de estabelecimento, com grande desenvolvimento do tronco, permitindo a formação de sua copa acima da copa de sua hospedeira; são exemplos desse tipo diversas espécies do gênero *Ficus* (Moraceae). As arbustivas apresentam um pequeno desenvolvimento do tronco, dispendo sua copa no interior ou na lateral da copa de sua hospedeira; diversas espécies de hemiepífitas dos gêneros *Clusia* e *Coussapoa* representam essa categoria. Finalmente, as lianescentes, como por exemplo os representantes das famílias Melastomataceae (gênero *Blakea*) e Clusiaceae (*Clusia cuneata*), desenvolvem vários módulos de crescimento com estruturas de fixação que se projetam pelos galhos da copa do hospedeiro gerando uma copa fragmentada, assumindo assim um padrão de crescimento semelhante ao das lianas. LAWTON & WILLIANS-LINERA (1996) subdividem as hemiepífitas arbustivas em eretas, escandentes e pendentes.

Hemiepífitas podem ser permanentes e incapazes de se auto sustentar (Clusiaceae e Araliaceae entre outras famílias), ou estranguladoras (Moraceae e Cecropiaceae, entre outras) cujas raízes alcançam uma biomassa capaz de sustentar essas plantas no último estágio de sua vida (TODZIA, 1986). As estranguladoras apresentam crescimento arborescente, enquanto as permanentes geralmente são arbustivas ou lianescentes. Hemiepífitas também variam quanto à plasticidade do hábito, que pode ser obrigatório, facultativo ou accidental. As obrigatórias, como as estranguladoras, apesar de algumas vezes se estabelecerem sobre rochas (CARAUTA, 2002) e até como espécies arbóreas (obs. pessoal), ocorrem predominantemente sobre árvores suporte. *Clusia criuva* Camb.(Clusiaceae), que ocorre como arbusto terrestre, arvoreta ou hemiepífita na Ilha do Cardoso (obs. pessoal), e *Didymopanax Pittieri* Marchal., espécie de Araliaceae intolerante à sombra que ocorre como árvore e como hemiepífita primária em florestas no Panamá e na Costa Rica (WILLIANS-LINERA & LAWTON, 1996), são exemplos de hemiepífitas facultativas. Entre as accidentais há algumas palmeiras de pequeno porte (*Geonoma*) e algumas espécies do gênero *Cecropia*. A ocorrência de hemiepífitas accidentais é mais comum em florestas tropicais ombrófilas e nebulosas (LAWTON & WILLIANS-LINERA, 1996).

Em relação à competição entre as raízes das hemiepífitas e do hospedeiro existem duas situações, hemiepífitas que enviam suas raízes anexadas ao fuste do hospedeiro (ex. gêneros *Coussapoa* e *Ficus*) e hemiepífitas que lançam raízes em linha reta para o solo, cruzando o estrato vertical pelo ar (algumas *Araceae*, ex. *Philodendrom*). A competição com o hospedeiro é maior quando o volume de solo explorado por ambas as raízes for o mesmo e menor quanto maior a distância que as raízes da hemiepífitas estiverem da base do fuste do hospedeiro (LAWTON & WILLIANS-LINERA, 1996). Para ambos os casos o porte da espécie de hemiepífitas influencia na intensidade da competição, pois espécies menores necessitam de uma menor quantidade de água e nutrientes. A condição nutricional no local de estabelecimento aparentemente não é um grande limitante ao desenvolvimento das hemiepífitas. PUTZ & HOLBROOK (1989) observaram, em um estudo na Venezuela, que as folhas de epífitas de *Ficus trigonata* L. e *Ficus pertusa* L. f. contém maiores concentrações de nitrogênio, potássio e fósforo que os indivíduos conectados ao solo. Para *Didymopanax pittieri* (Araliaceae) não foi encontrada diferença significativa entre a concentração de micronutrientes nas folhas de indivíduos epífiticos e conectados ao solo. Entre os macronutrientes, apenas magnésio foi encontrado em maior concentração em folhas de *D. pittieri* epífitas (FEILD *et al.*, 1996). Devido às raízes primárias de *D. pittieri* alcançarem 2 m de comprimento e explorarem uma alta variedade de microsítios no dossel, como touceiras de musgos, forquilhas e cavidades com acúmulo de material orgânico, FEILD *et al.* (1996) sugeriram que o desenvolvimento de raízes adventícias seja importante para aumentar a disponibilidade de água e promover a estabilidade física enquanto *D. pittieri* se desenvolve. Porém, o porte alcançado por algumas hemiepífitas sugere um alto consumo de água e nutrientes e, para isso, a conexão com o solo é uma importante adaptação.

Apesar das hemiepífitas nunca manterem contato metabólico com suas hospedeiras, o acesso direto ao solo permite às hemiepífitas lenhosas alcançar grande porte e causar dano físico à suas hospedeiras, sendo portanto consideradas parasitas estruturais (WILLIANS-LINERA & LAWTON, 1995;

ZOTZ & ANDRADE, 2002). O tipo de dano causado nos hospedeiros varia entre as espécies de hemiepífitas primárias, podendo ser desde letal até aparentemente nulo (LAWTON & WILLIANS-LINERA, 1996).

Hemiepífitas permanentes causam um dano menor em suas hospedeiras, devido, inclusive, a possíveis mecanismos desenvolvidos para anular ou minimizar o dano à hospedeira (TODZIA, 1986). Como exemplo de tais mecanismos há o porte arbustivo e o direcionamento da copa a espaços abertos no dossel evitando assim o sombreamento da copa da hospedeira (CLARK & CLARK, 1990; LAWTON & WILLIANS-LINERA, 1996). Esse padrão direcionado de alocação da copa de algumas hemiepífitas permanentes (ex. *Coussapoa*) tem uma importante função na estrutura do dossel por atuarem como “remendos” que ocupam os espaços entre as copas das árvores (PRÓSPERI *et al.*, 2001). Em alguns casos as hemiepífitas participam da regeneração de clareiras. *Didymopanax pittieri* (Araliaceae), por exemplo, se estabelece como epífita em árvores de dossel e, caso o hospedeiro caia, as epífitas ou hemiepífitas juvenis nele estabelecidas reorientam seu crescimento e alcançam a maturidade na clareira em regeneração, atingindo até 10 m de altura e 50 cm de diâmetro na altura do peito (FEILD *et al.*, 1996). Algumas espécies de hemiepífitas primárias permanentes de pequeno porte, como as pertencentes ao gênero *Drymonia* (Gesneriaceae), aparentemente causam um dano mínimo aos hospedeiros. Entretanto, muito pouco se sabe sobre essas espécies (LAWTON & WILLIANS-LINERA, 1996).

Entre as hemiepífitas primárias, as espécies que afetam o sistema vascular de suas hospedeiras são geralmente as estranguladoras. As espécies estranguladoras claramente competem com suas hospedeiras por luz e espaço para expansão da copa, além de produzir uma rede de raízes anexadas ao hospedeiro, ocasionando decréscimo nas taxas de crescimento e eventualmente a morte do hospedeiro (CLARK & CLARK, 1990; LAWTON & WILLIANS-LINERA, 1996).

O estabelecimento das plântulas de hemiepífitas primárias depende de diversos fatores, tais como a quantidade de luz no local de deposição da semente (MICHALOUD & MICHALOUD-PELLETIER, 1987; PUTZ &

HOLBROOK, 1989), a capacidade de retenção de umidade e de reserva de nutrientes deste local (PUTZ & HOLBROOK, 1989; ZOTZ & ANDRADE, 2002), a altura e o substrato no local de deposição da semente (DANIELS & LAWTON, 1991; LAMAN, 1995a) e as características morfológicas do hospedeiro (LAMAN, 1996a; ATHREYA, 1999).

Diversos estudos têm demonstrado que existem hospedeiros mais suscetíveis ao estabelecimento de hemiepífitas que outros (DANIELS & LAWTON, 1991; MICHALOUD & MICHALOUD-PELLETIER, 1987). Diversas características das hospedeiras, como textura da casca, arquitetura da copa, síndrome de dispersão, deciduidade, capacidade de retenção de nutrientes e tempo de vida (TODZIA, 1986; DANIELS & LAWTON, 1991; ATHREYA, 1999) têm sido evocados para explicar a dependência por certos táxons de hospedeiros pelas hemiepífitas, porém ainda não foi possível observar um padrão geral que explique a associação entre hemiepífitas e seus hospedeiros.

TODZIA (1986) observou no Panamá que *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae) sustentava uma abundância de hemiepífitas primárias lenhosas superior ao esperado pela sua densidade, e supôs que a casca coberta por espinhos típica dessa espécie estivesse determinando a maior ocorrência de hemiepífitas em relação a outras quatro espécies de hospedeiras estudadas, uma vez que *H. crepitans* possui síndrome de dispersão autocórica e é, portanto, pouco atrativa aos frugívoros. Em um estudo conduzido na Índia, ATHREYA (1999) mostrou que a densidade de figueiras estranguladoras está relacionada com a densidade de seu hospedeiro mais comum, *Vitex altissima* L. (Verbenaceae), e relacionou essa associação ao fato dos indivíduos de *V. altissima* apresentarem freqüentemente cavidades em seus galhos e troncos, cavidades essas capazes de acumular água e nutrientes necessários ao desenvolvimento da hemiepífita até que esta alcance o solo.

LAMAN (1996a) encontrou uma relação entre a altura de estabelecimento e a especialização em relação ao hospedeiro entre cinco espécies de figueiras estranguladoras em Bornéu, constatando que as espécies que se estabeleciam em alturas maiores ocorriam com mais freqüência em determinados hospedeiros típicos do dossel superior, enquanto

as espécies que se estabeleciam em alturas menores utilizavam hospedeiros que não atingiam o dossel superior, sendo raras inclusive nos jovens de espécies típicas do dossel superior. Em uma floresta tropical na Costa Rica, *Ficus crassiuscula* Warburg ex. Standley ocorreu com frequência quatro vezes maior sobre *Guarea tuisana* (Meliaceae) do que o esperado pela sua densidade relativa (DANIELS & LAWTON, 1991). *Guarea tuisiana* possui uma copa densa e perene, porém espécies decíduas não apresentaram nem menos nem mais hemiepífitas que o esperado. Por outro lado, *Guarea tuisana* apresenta casca rugosa e dispersão zoocórica, porém outras espécies com as mesmas características não sustentavam mais hemiepífitas que o esperado pela sua densidade. Além dessas características, *G. tuisana* é tolerante à sombra, de crescimento lento e vida longa. Ao final DANIELS & LAWTON (1991) concluíram que os fatores que regem a associação entre hemiepífitas e suas hospedeiras podem ser complexos e não facilmente reconhecíveis.

Palmeiras, principalmente em áreas abertas, parecem apresentar uma alta probabilidade de associação com figueiras hemiepífitas. TODZIA (1986) registrou para a Ilha de Barro Colorado (Panamá), entre outras hemiepífitas primárias, apenas figueiras ocorrendo sobre a palmeira *Scheelea zonensis*. PUTZ & HOLBROOK (1989), em um estudo nos Llanos (Venezuela), registraram que as figueiras ocorrem predominantemente sobre palmeiras da espécie *Copernicia tectorum* (H.B.K.) Mart. e, no pantanal matogrossense, MARINHO-FILHO (1992) constatou uma alta abundância de figueiras sobre três espécies de palmeiras (*Attalea speciosa*, *Acrocomia aculeata* e principalmente sobre *Scheelea phalerata*). Os três trabalhos consideraram que esse padrão é gerado pelo comportamento de alimentação de espécies de morcego do gênero *Artibeus*, pois esses animais se dirigem a um poleiro para consumir os figos coletados e as palmeiras são freqüentemente escolhidas para este fim, o que aumenta a probabilidade de queda de propágulos de *Ficus* sobre o tronco e a coroa de bainhas destas palmeiras. Devido à alta capacidade de acúmulo de detritos orgânicos e umidade sobre as bainhas das folhas de palmeiras, as sementes depositadas teriam uma grande chance de sucesso no estabelecimento. Nesses casos, a arquitetura do hospedeiro e o

comportamento do dispersor são determinantes para a associação figueira hemiepífita-hospedeiro.

Em relação ao local de estabelecimento a maioria dos estudos realizados com espécies estranguladoras, apontam como microsítios mais comuns forquilhas, sobre a metade superior do tronco, e sobre os galhos primários (DANIELS & LAWTON, 1991; LAMAN, 1996a; ATHREYA, 1999). Em uma floresta tropical no Panamá, TODZIA (1986) encontrou três gêneros de hemiepífitas permanentes (*Cosmibuena* (Rubiaceae), *Havetiopsis* (Clusiaceae) e *Clusia*) ocupando com intensidade semelhante toda a copa da hospedeira, desde o trecho final do fuste até a região periférica da copa, enquanto as espécies de *Ficus* ocorreram principalmente no trecho superior do fuste. Indicando que as figueiras seriam menos capazes de se estabelecer tanto na parte central, como na periferia da copa de seus hospedeiros. As diferenças interespecíficas na distribuição dos gêneros de hemiepífitas sobre os possíveis locais de estabelecimento em seus hospedeiros, pode refletir diferenças nas necessidades para o estabelecimento das plântulas, variações microclimáticas entre diferentes regiões no hospedeiro e comportamento dos agentes dispersores (TODZIA, 1986).

Geralmente as hemiepífitas lenhosas se estabelecem no sub-bosque ou em estratos superiores (ATHREYA, 1999; PRÓSPERI *et al.*, 2001) e especialmente para *Ficus*, LAMAN (1996a), demonstrou em um estudo com cinco espécies de figueiras estranguladoras que existem algumas mais especialistas quanto à altura de estabelecimento que outras congêneres. DANIELS & LAWTON (1991) encontraram diferença significativa entre a média da altura de estabelecimento entre jovens e adultos de *Ficus crassiuscula* em um estudo conduzido na Costa Rica, e em uma pesquisa realizada na Índia ATHREYA (1999) também observou diferenças significativas na média da altura de estabelecimento entre jovens e adultos de figueiras estranguladoras. Em âmbos os estudos os indivíduos jovens estabelecidos a menos de 4 m de altura tiveram aparentemente uma menor probabilidade de alcançar a maturidade. Reforçando a importância da luz durante o desenvolvimento das hemiepífitas primárias.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 Área de estudo

A Ilha do Cardoso está situada no extremo sul do litoral paulista, dentro do complexo estuarino-lagunar de Iguape – Cananéia – Paranaguá. Limitada ao norte pelo paralelo 25°03'05"; ao sul, pelo paralelo 25°18'18"; a leste, pelo meridiano 47°53'48"; e a oeste, pelo meridiano 48°05'42".

O Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC) foi criado em 1962 através do decreto 40.319, passando a ser administrado pelo Instituto Florestal (MELO, 1993). Em 1978, foi criado o Centro de Pesquisas Aplicadas em Recursos Naturais da Ilha do Cardoso (CEPARNIC), que atualmente é conhecido por Núcleo Perequê (MELO, 1993). A área da Ilha do Cardoso é, aproximadamente, de 15.000 ha, com um comprimento total de 30 km e largura máxima de 10 km.

A forma da Ilha é irregular, tendo sua porção norte alargada, e a parte sul formada por uma longa e estreita faixa arenosa, com largura máxima de 700 m. Ao norte ficam as ilhas Comprida e de Cananéia separadas pela Barra de Cananéia e a Baía de Trapandé, a leste é banhada pelo Oceano Atlântico e a oeste faz divisa com o continente pelo Canal de Ararapira (fig. 1).

A topografia da ilha é predominantemente montanhosa, com morros que alcançam mais de 800 m de altitude em sua região central. Esses morros são formados por dois tipos principais de rochas, um composto por rochas metamórficas do Pré-Cambriano, constituindo o grupo denominado Complexo Cristalino Brasileiro em que ocorrem gnaisses e micaxisto, e um segundo

formado por rochas magmáticas (granitos) que afloram no interior do primeiro grupo (NEGREIROS et al., 1974). Da parte central para noroeste e sudoeste o relevo evolui para planícies, onde a formação vegetal predominante são os manguezais; ao norte, nordeste e sudeste, o relevo de grandes altitudes passa a planícies litorâneas, nas quais salientam-se alguns morros esparsos. Essas planícies se apresentam quase planas ocupando o espaço entre as cotas 3 e 6 m em relação ao nível do mar. (AVELAR et al., 1995)

O sistema de drenagem da Ilha é do tipo radial (fig. 1). Os rios das vertentes norte e nordeste escoam rumo ao canal de Trapandé, os rios da vertente sudoeste drenam para o Canal de Ararapira e os rios da vertente leste correm direto para o mar (AVELAR et al., 1995). Devido às nascentes dos rios estarem localizadas na parte central da ilha, estes se apresentam encachoeirados e com corredeiras nas vertentes, tornando-se meândricos ao chegar na planície (AVELAR et al., 1995). Com exceção dos rios da vertente leste, os demais deságuam em áreas de manguezais.

De acordo com a classificação de Köpen, o clima é do tipo Cfa, mesotérmico úmido, sem estação seca definida, com pluviosidade e umidade relativa elevadas (SUGIYAMA, 1996). Dados climáticos obtidos durante o período de junho de 1989 a abril de 1992 em três estações meteorológicas instaladas na Ilha do Cardoso (MELO & MANTOVANI, 1994) revelaram os seguintes valores: temperaturas mínima média de 19,41 °C e máxima média de 26,71 °C, com mínima e máxima absolutas de 6 °C e 39 °C, respectivamente; precipitação mensal mínima de 14,6 mm (julho/1991) e máxima de 421,6 mm (janeiro /1990). O ano com maior pluviosidade absoluta foi 1990, com 2.098,7 mm.

A vegetação na Ilha é extremamente diversificada, ocorrendo em sua extensão praticamente todas as formações vegetacionais características da faixa costeira da Mata Atlântica (BARROS et al., 1991). NOFFS & BAPTISTA-NOFFS (1982, *apud* Barros et al., 1991) identificaram cinco formações vegetacionais naturais na Ilha: vegetação pioneira de dunas, vegetação de restinga, floresta tropical pluvial de planície litorânea, floresta tropical pluvial da Serra do Mar e vegetação de mangue. Somam-se a estas formações, de

acordo com BARROS et al. (1991), a formação arbustiva de topos e as formações decorrentes da ação do homem, que podem ser tratadas conjuntamente como “vegetação secundária”.

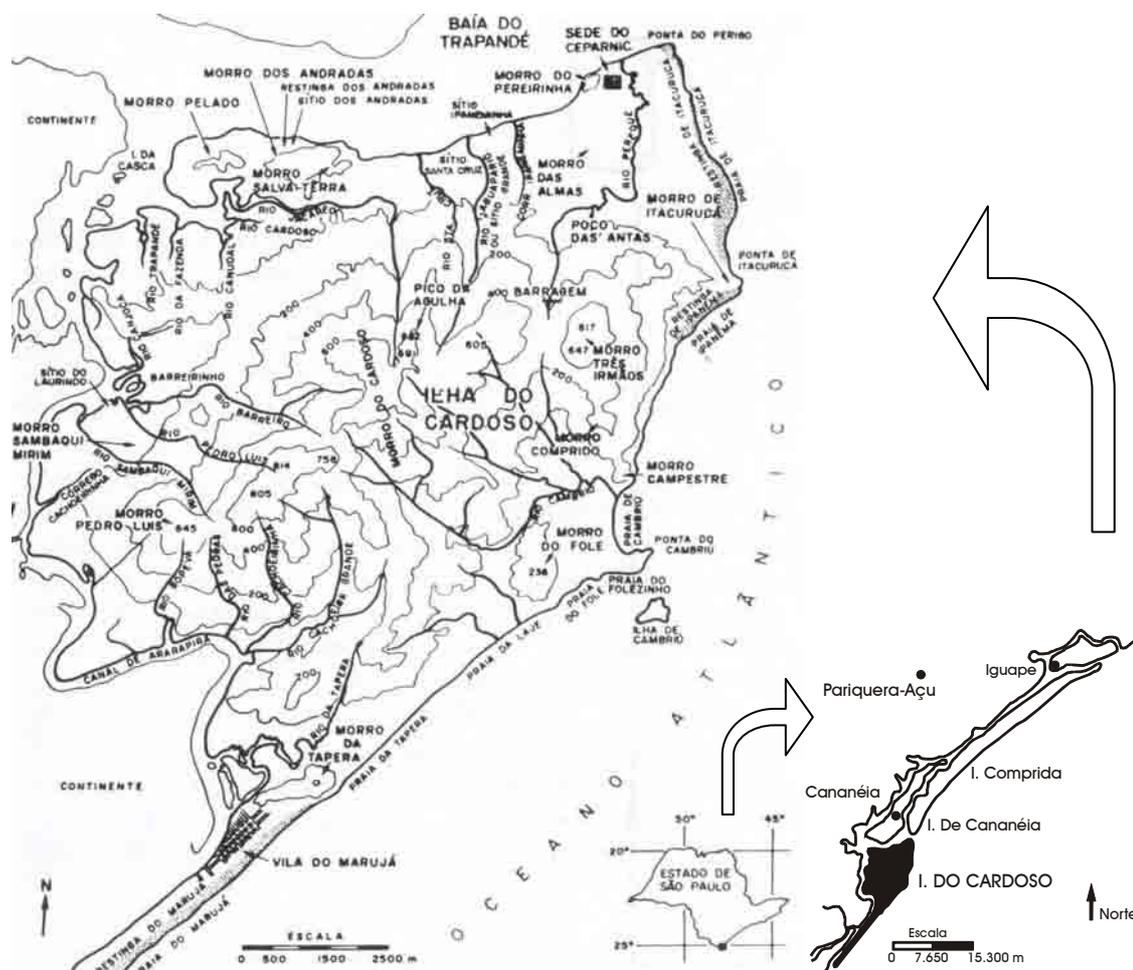


Figura 1 - Mapa topográfico da Ilha do Cardoso, com drenagem representada e com linhas de nível desenhadas de 200 em 200 m. Modificado a partir de Melo (1993).

BERNARDI (2001) elaborou um mapa temático dos tipos de vegetação da Ilha do Cardoso (fig. 2) que demonstra de maneira acurada o mosaico de fisionomias vegetais que compõe a área de Mata Atlântica na Ilha do Cardoso. A seguir são descritas apenas a Floresta Tropical Pluvial da Serra do Mar e a Floresta Tropical Pluvial de Planície Litorânea por abrangerem a área de estudo (fig. 3).

Floresta Tropical Pluvial da Serra do Mar - Ocupa cerca de 74% da Ilha do Cardoso. Encontra-se distribuída pelas encostas do maciço montanhoso

central e pelos morros isolados, estando em contato com o oceano no costão rochoso da face leste. Possui três estratos: o inferior com 5 a 10 m de altura, um intermediário entre 15 e 20 m de altura, e um superior aberto com 25 a 30 m, além de indivíduos emergentes com mais de 30 m de altura. Apresenta matações e afloramentos rochosos inseridos numa matriz de latossolos e solos podzólicos vermelho-amarelo (RESOLUÇÃO SMA nº 28, 1998).

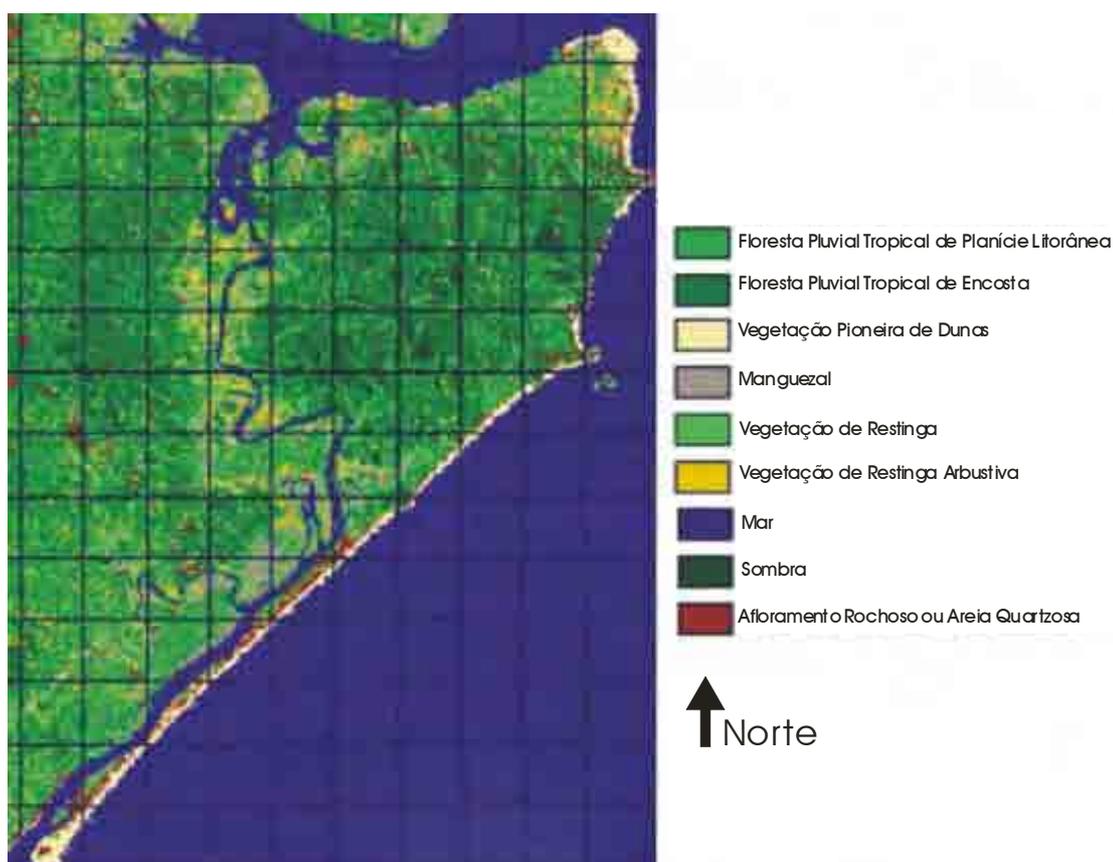


Figura 2 - Mapa temático dos tipos de vegetação ocorrentes na Ilha do Cardoso. Fonte: Bernardi, 2001.

Floresta Tropical Pluvial de Planície Litorânea - Ocorre em maior extensão à norte e leste da Ilha do Cardoso em continuidade à floresta de restinga, sem que seja possível estabelecer um limite preciso entre elas (BARROS *et al.*, 1991). A floresta de planície propriamente dita é composta por dois estratos arbóreos mais ou menos contínuos com dossel fechado, grande quantidade de epífitas e lianas, além de um denso estrato arbustivo herbáceo. Ocorre sobre solos compostos por alúvios e colúvios, coberto por densa

camada de serrapilheira (BARROS *et al.*, 1991). Possui dossel de 15 a 25 m de altura, com emergentes com mais de 30 m. Nesse ecossistema também ocorrem as florestas periodicamente inundadas, restritas aos depósitos de origem pleistocênica onde a água se acumula no solo durante a estação chuvosa (RESOLUÇÃO SMA nº 28, 1998).

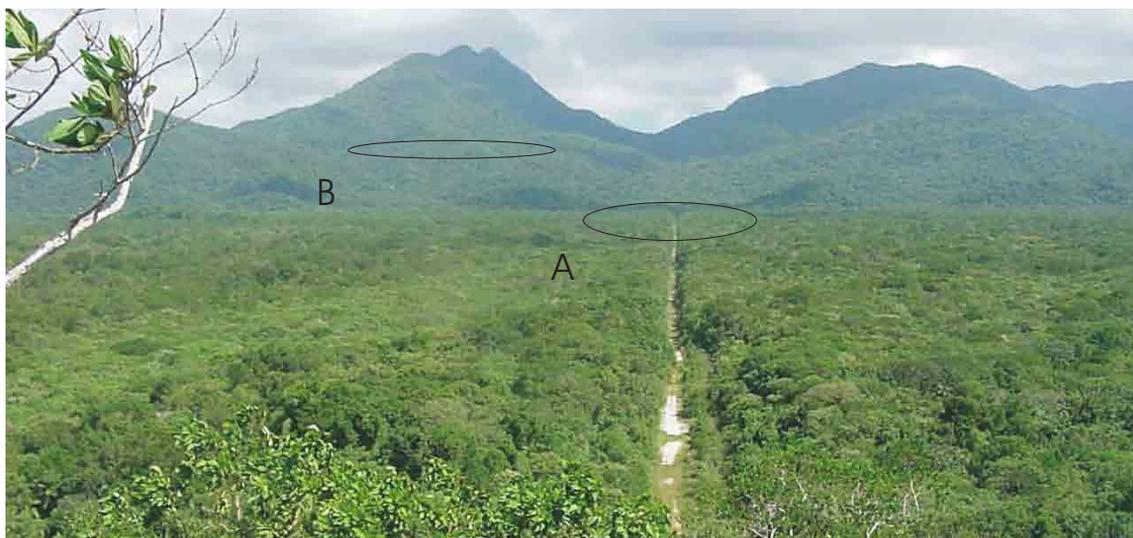


Figura 3 - Vista da planície e encosta a partir do Núcleo Perequê. As regiões (A) e (B), indicam os locais de amostragem para as áreas de planície e de encosta respectivamente. A estrada avistada na foto é a “transcardoso” (foto de EDUARDO NAKANO).

### 3.2 Metodologia

Foram percorridas três trilhas na região nordeste da Ilha do Cardoso, totalizando cerca de 2,16 km de extensão, duas delas localizadas na área de planície litorânea drenada pelo rio Perequê (trilhas D&E e da Captação, com aproximadamente 500 e 460 m de extensão, respectivamente) e uma trilha com pouco menos de 1,2 km de extensão (trilha da encosta) percorrendo a cota de 200 m de altitude na encosta do morro Três Irmãos (fig. 4).

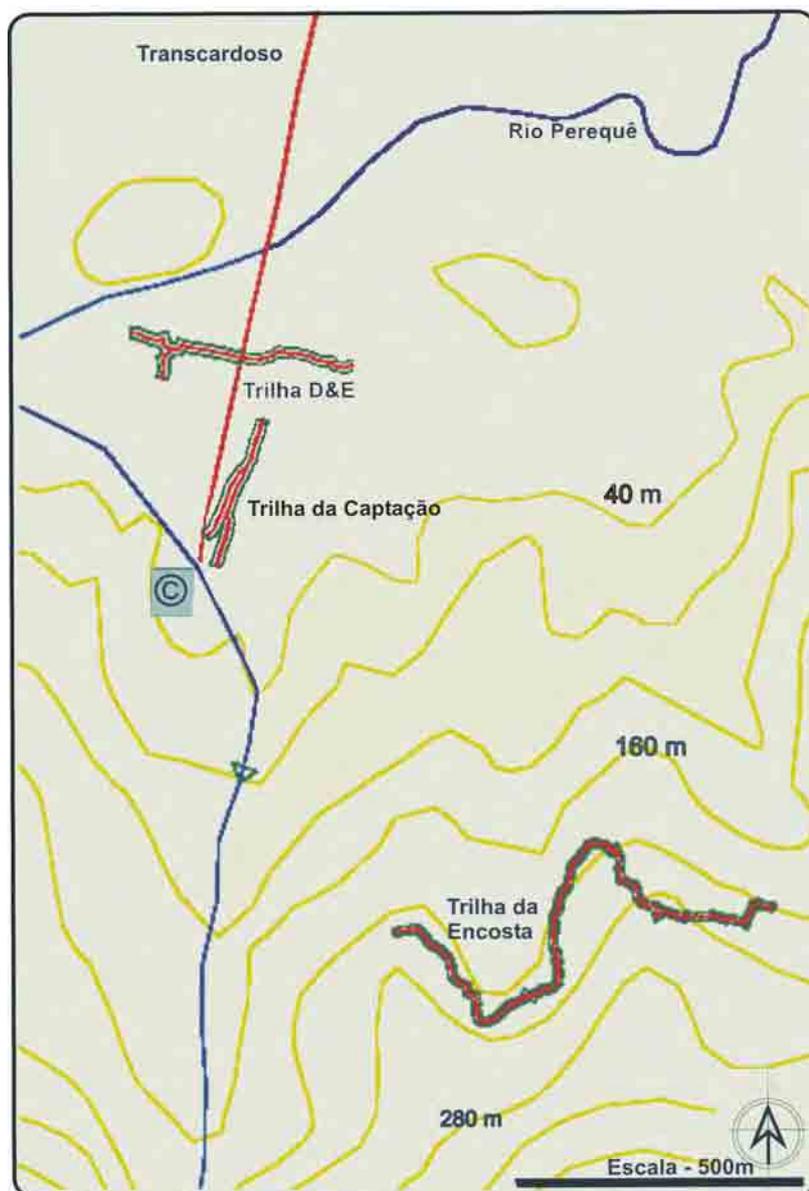


Figura 4 - Mapa com a localização das três trilhas de estudo (em vermelho) com o contorno das parcelas em preto e os respectivos nomes das trilhas. © indica a localização do alojamento e o triângulo verde a localização de uma represa de pequeno porte desativada.

As hemiepífitas foram amostradas em uma área de 10 m de cada lado das trilhas da planície, formando dois blocos com área de 0,98 e 0,77 ha, e em uma área de 7 m de cada lado da trilha da encosta, formando um bloco com área de 1,68 ha, totalizando 3,42 ha amostrados. Esses blocos foram divididos em parcelas contíguas de 100 m<sup>2</sup> num total de 174 parcelas na planície e 168 na encosta. Portanto, as trilhas atravessavam longos e estreitos blocos de parcelas contíguas. Todas as hemiepífitas estranguladoras encontradas dentro das parcelas e pertencentes aos gêneros *Coussapoa* e *Ficus*, cujas raízes já tivessem alcançado o chão foram registradas. Alguns indivíduos localizados fora das parcelas também foram amostrados, porém não foram incluídos nas análises relacionadas à densidade. Os dados coletados de cada indivíduo são apresentados a seguir.

(i) Espécie ou gênero da hemiepífitas; quando possível foi coletado material botânico para identificação, que encontra-se depositado no Herbário Municipal de São Paulo.

(ii) Perímetro na altura do peito (PAP) total do hospedeiro e da hemiepífitas, com uma fita métrica. Quando a raiz da hemiepífitas estava colada ao fuste da hospedeira e não era possível envolvê-la com a fita métrica, foi medida metade da circunferência e o valor multiplicado por dois. O mesmo procedimento foi usado para medir o PAP das árvores hospedeiras quando estas estavam parcialmente envolvidas pela hemiepífitas. O PAP das hemiepífitas foi posteriormente transformado em área da secção da raiz à altura do peito (ARP), através do uso das fórmulas para calcular a área e perímetro de um círculo, pois suas raízes são circulares a elipsóides. Quando havia mais de uma raiz conectada ao solo foi utilizada a somatória da área da secção à altura do peito para o indivíduo. Para as hospedeiras o PAP foi transformado em diâmetro à altura do peito (DAP) com auxílio da fórmula para cálculo do perímetro de um círculo.

(iii) Altura em que a hemiepífitas se estabeleceu (HE), medida com um clinômetro.

(iv) Altura máxima (Hmax) das hemiepífitas e das árvores hospedeiras, medidas com um clinômetro.

(v) Local de estabelecimento da hemiepífita no hospedeiro, classificado segundo as seguintes categorias: (1) forquilha, (2) fendas, (3) sobre tronco (S/tronco), (4) sobre galhos (S/galho), (5) em nós de onde caíram galhos ou no (6) topo de uma árvore ou galho morto (T/galho). Também foi registrada a quebra do local de estabelecimento pela hemiepífita ou se a mesma tinha alcançado o estágio de vida livre. LAMAN (1996a) afirmou que os nós freqüentemente são ocultados devido ao crescimento das figueiras, de modo que se deve ter cautela ao considerá-los como uma categoria de local de estabelecimento. A forma de desenvolvimento da raiz estranguladora das coussapoas é, no entanto, diferente do padrão seguido por figueiras de modo geral. *Coussapoa microcarpa* apresenta um padrão de desenvolvimento da raiz menos irregular que o das figueiras, com, geralmente, uma única raiz descendo em direção ao solo. Esta raiz emite regularmente raízes secundárias que envolvem o tronco ou galho da hospedeira como uma braçadeira, sempre perpendicular à raiz principal (ver anexo 1). Portanto, especialmente para coussapoas, a categoria nó é factível. A principal característica das figueiras que dificulta a determinação do local de estabelecimento é a propagação vegetativa de raízes estrangulantes ou escoras a partir de brotamento da própria raiz principal, da região inicial do caule e da porção ventral dos galhos baixos. Esses brotos, criados em grande quantidade e com distribuição irregular, originam raízes que encobrem totalmente o local de estabelecimento original ao se dirigirem para o solo (PROSPÉRI *et al.*, 2001). Portanto, em caso de dúvida durante a avaliação do local de estabelecimento para figueiras, a categoria foi classificada como indeterminada e o dado descartado para as análises.

(vi) Diâmetro do caule da hemiepífita acima do local de estabelecimento (DALE) e do hospedeiro no local de estabelecimento (DHOLE). O caule foi medido em mm a partir do solo utilizando uma régua transparente mantida a 50 cm do observador. A medida registrada foi então transformada para diâmetro real utilizando a equação  $Mv = (0,53202 + 1,656545 \cdot Dp) \cdot Mr$ , onde Mv é o diâmetro real, Dp é a distância entre a régua e o local de estabelecimento da hemiepífita e Mr é o valor do diâmetro obtido com a régua. Para o cálculo de

Dp foram utilizadas as relações trigonométricas de um triângulo retângulo com o auxílio de um clinômetro. A equação da reta foi obtida a partir de medidas realizadas previamente para calibrar o método. Para isso, medi com uma régua transparente mantida a 50 cm dos olhos o diâmetro de um poste de rua com diâmetro conhecido. Estas medida foram feitas em oito distâncias diferentes que variaram de 0 a 18 m do poste. Para cada distância, foi calculada a medida real em mm correspondente a cada mm medido com a régua dividindo-se o diâmetro real do poste pelo diâmetro do poste obtido com a régua. Houve correlação positiva e altamente significativa entre a distância de medição e a medida real em mm correspondente a cada mm medido com a régua ( $r_{\text{Sperman}} = 0.99$ ;  $p = 0,0001$  e  $N = 8$ ), justificando assim o uso da equação da reta obtida.

(vii) O substrato no local de estabelecimento foi categorizado em (1) casca da hospedeira, (2) emaranhado de raízes de epífitas vasculares, (3) detrito orgânico, (4) musgo e (5) ninho de insetos. Como o tempo entre a germinação da semente das hemiepífitas sobre determinado substrato e a observação realizada neste estudo tende a ser grande, a possibilidade de alterações na composição do substrato no local de estabelecimento durante o tempo de desenvolvimento de cada indivíduo amostrado deve ser considerada. Visando minimizar essa fonte de erro foram considerados, para esse parâmetro, somente os indivíduos de coussapoa com menos de 11 cm de diâmetro acima do local de estabelecimento (DALE) e figueiras com menos de 5 cm de diâmetro da raiz na altura do peito.

Após a coleta de dados, as trilhas utilizadas e a posição das hemiepífitas em relação à trilha foram georeferenciadas com o auxílio de GPS Garmin modelo e-trex, bússola e trena.

Quando necessário a árvore hospedeira foi escalada com o auxílio de técnicas verticais, incluindo espora e técnicas de ascensão artificiais, adaptadas da espeleologia e alpinismo (PERRY, 1978; LAMAN, 1995b). Esse procedimento foi efetuado apenas quando a árvore amostrada apresentava condições mínimas de segurança.

Como o nome popular para as espécies dos dois gêneros estudados é o mesmo (mata-pau) ao longo do texto, são utilizados figueira(s) para *Ficus* spp. e coussapoa(s) para *Coussapoa microcarpa*.

### 3.3 Análise de Dados

Os dados obtidos durante o mapeamento das trilhas e dos indivíduos amostrados foram incorporados a um mapa topográfico digitalizado e georreferenciado da Ilha do Cardoso e utilizados para obter as densidades das espécies estudadas, considerando apenas os indivíduos amostrados no interior das parcelas.

Devido às baixas densidades e a semelhanças morfológicas apresentadas pelas diferentes espécies de *Ficus*, todas as análises são referentes ao gênero como um todo e especificações serão sempre informadas.

Para analisar a estrutura de tamanho foram elaborados histogramas por classes de ARP e Hmax. Foram calculados o coeficiente de Gini e a curva de Lorenz (WEINER & SOLBRIG, 1984) para investigar a desigualdade na distribuição das classes de tamanho, pois os histogramas de estrutura de tamanho podem ser influenciados pela forma como são divididas as classes de tamanho. Nessa análise foram utilizados os dados da área da secção da raiz na altura do peito (ARP).

Para obtenção da curva de Lorenz, os indivíduos foram ordenados do menor para o maior e a porcentagem cumulativa da variável cuja desigualdade se queria medir (ex. tamanho) foi plotada contra a fração cumulativa da população. Quando todos os indivíduos são iguais em relação à variável considerada, o resultado é uma linha diagonal a partir da origem. Qualquer desigualdade resulta em uma curva abaixo da diagonal. A área entre a diagonal e a curva obtida é o coeficiente de Gini (G), que mede a hierarquia de tamanho da população. Uma população hierarquizada possui uma pequena porcentagem de seus indivíduos (geralmente grandes adultos) contribuindo com uma porcentagem desproporcionalmente maior da biomassa total da população (WEINER & SOLBRIG, 1984). O valor de Gini vai de 0 a 1, onde 1 indica a máxima hierarquização da população. Os valores do coeficiente de Gini obtidos para *Coussapoa* e *Ficus* foram calculados através do programa Wingini (SANTOS, 1996).

Para avaliar o padrão de dispersão espacial apresentado por *C. microcarpa* e pelo gênero *Ficus* foi calculado o Índice de Morisita padronizado

(Ip), pois este índice tem a vantagem de ser independente tanto da densidade da população quanto do tamanho amostral (KREBS, 1998). Para o cálculo desse índice, as parcelas de 100 m<sup>2</sup> foram digitalizadas dentro dos blocos amostrados e o número de indivíduos por parcela foi extraído. Para anular a possibilidade de tendenciosidade na inclusão dos indivíduos dentro das parcelas, os indivíduos amostrados foram georreferenciados após o término da construção das parcelas.

O uso do dossel por coussapoas e figueiras foi comparado entre a planície e a encosta através de gráficos do número de indivíduos de cada gênero por classe de altura de estabelecimento (HE), por categoria de local de estabelecimento, por classes de diâmetro acima do local de estabelecimento (DALE) e pelo diâmetro do hospedeiro no local de estabelecimento (DHOLE).

A altura e DAP dos hospedeiros de figueiras e coussapoas foram analisados graficamente através de histogramas de classes de tamanho.

Os dados de HE e altura para os hospedeiros de figueiras eram homocedásticos e normais (confirmado com os testes de Brown & Forsythe's e Shapiro-Wilk, respectivamente) e, então, foram comparados por uma análise de variância paramétrica "ANOVA" (SOKAL & ROHLF, 1995). Os dados de altura dos hospedeiros de coussapoas não seguiram as premissas de testes paramétricos e foram comparados através da análise de Mann-Whitney (SIEGEL, 1975).

Verifiquei se as freqüências observadas para as categorias de local de estabelecimento nos hospedeiros e para as categorias de substrato no local de estabelecimento diferiam entre figueiras e coussapoas com o teste qui-quadrado (SIEGEL, 1975), considerando como hipótese nula que a distribuição dos indivíduos dos dois gêneros entre as categorias era a mesma. Para permitir a comparação pelo teste  $\chi^2$  as categorias fenda e topo de galho morto foram adicionadas à categoria galho, e a categoria ninho de insetos foi adicionada à categoria detritos orgânicos para local e substrato de estabelecimento, respectivamente.

Para *C. microcarpa* foi possível comparar as variações no local de estabelecimento entre os indivíduos jovens ou não reprodutivos (DALE < 11cm)

e adultos ou reprodutivos (DALE > 11cm) apenas através de tabelas, pois os valores esperados não seguiram as premissas necessárias para o teste  $\chi^2$ . A separação das classes ontogenéticas foi realizada com base no indivíduo com menor DALE encontrado frutificando. Foi também comparada a diferença na altura de estabelecimento entre jovens e adultos de coussapoas através de uma análise de variância (ANOVA; SOKAL & ROHLF, 1995).

Com a intenção de avaliar a possibilidade de dano causado ao hospedeiro pelas hemiepífitas foi testada a correlação entre DHOLE e DALE de figueiras e coussapoas a partir do coeficiente de Spearman (SOKAL & ROHLF, 1995) e comparados pelo teste não paramétrico de Mann-Whitney (SIEGEL, 1975) o DHOLE entre figueiras e coussapoas, figueiras e coussapoas adultas e jovens e adultos de *C. microcarpa*.

Para verificar se os gêneros estudados diferem quanto ao impacto causado sobre o hospedeiro foram estipulados dois indicadores: (1) o número de indivíduos de vida livre e, portanto, que causaram a morte de seus hospedeiros, e (2) o número de registros de quebra do local de estabelecimento. Os indicadores foram comparados entre ambos os gêneros através do teste Exato de Fisher (SIEGEL, 1975).

## 4-RESULTADOS

### 4.1 Riqueza e densidade

Foram amostradas 198 hemiepífitas estranguladoras (tab. 1) pertencentes aos gêneros *Coussapoa* (Cecropiaceae, fotos no Anexo 1) e *Ficus* (Moraceae, fotos no Anexo 2). *Coussapoa microcarpa* (Schott) Rizzini foi a única espécie do gênero, com 145 indivíduos amostrados. No gênero *Ficus* pelo menos seis espécies foram amostradas, todas pertencentes ao subgênero *Urostigma* em que o hemiepifitismo é freqüente: *Ficus enormis* (Mart. Ex Miq.) Miq., *Ficus gomelleira* Kunth., *Ficus organensis* Miq. (Miq.), *Ficus* cf. *glabra* Vell. (encontrada com sicônios em formação, porém foi a única espécie de folhas médias (comprimento de 6 a 20 cm e largura de 5 a 14 cm) a apresentar pecíolos em forma de anel achatado e folhas com base cordada, que são características vegetativas típicas dessa espécie segundo CARAUTA, 2002), *Ficus arpazusa* Casar., *Ficus* sp.1 e *Ficus* sp.2. As raízes aéreas de indivíduos jovens de coussapoa apresentam uma estrutura semelhante a uma crista que a acompanha em toda sua extensão (ver anexo 1), facilitando a identificação da espécie.

Entre as figueiras ocorrentes na área apenas as espécies *F. enormis*, *F. organensis* e *F. gomelleira* têm características que permitiram sua identificação a partir do material vegetativo (anexo 2). Pela análise das exsicatas foi possível diferenciar alguns dos indivíduos de *F. enormis* dos indivíduos agregados na espécie *Ficus* sp.2, pois os ramos das exsicatas de *F. enormis* são os únicos que ficam avermelhados.

Tabela 1 - Número de indivíduos para as espécies de hemiepífitas amostradas no Parque Estadual da Ilha do Cardoso em 2004 e 2005.

Espécie	Família	Encosta	planície	total
<i>Coussapoa microcarpa</i>	Cecropiaceae	73	72	145
<i>Ficus enormis</i>	Moraceae	3	6	9
<i>Ficus gomelleira</i>	Moraceae	6	5	11
<i>Ficus organensis</i>	Moraceae	3	1	4
<i>Ficus</i> sp1	Moraceae	0	2	2
<i>Ficus</i> sp2	Moraceae	12	15	27
<i>Ficus</i> spp.	Moraceae	24	29	53

Para 29 indivíduos de *Ficus* (55% da amostra) não foi possível determinar a espécie devido à existência de alta heterofilia intraespecífica além de outras semelhanças morfológicas entre espécies de figueiras (CARAUTA, 2002). Dentre esses 29 indivíduos, 20 não foram coletados devido à inacessibilidade, ou mesmo à falta de visualização dos ramos. Por esse motivo alguns indivíduos foram agrupados em morfo-espécies (*Ficus* sp.1 e *Ficus* sp.2).

Dois indivíduos coletados em um mesmo hospedeiro, uma plântula e uma hemiepífita, foram classificados como *Ficus* sp.1. Esses indivíduos, para os quais não foram observados frutos, possuem folhas pequenas (comprimento de 2 a 6 cm e largura de 1 a 4 cm) e estípulas verdes e glabras de no máximo 1 cm de comprimento. Essa espécie é aparentemente rara na área, pois só foram observados estes dois indivíduos durante o trabalho de campo. Suas características vegetativas a aproximam da espécie *F. pertusa* L. f..

Em *Ficus* sp. 2 estão possivelmente agrupadas as seguintes espécies *Ficus enormis*, *F. arpazusa*, *F. cf. glabra*, *F. guaranítica* Chodat. (espécie registrada na área por BARROS *et al.*, 1991) e, devido à impossibilidade de observação dos ramos vegetativos, também *F. organensis*, *F. gomelleira* e *F. cf. pertusa*.

Entre as figueiras amostradas, 11% foram encontradas no estágio de vida livre, enquanto apenas 5% das coussapoas foram encontradas na mesma situação. *Ficus arpazusa* e *F. gomelleira* foram as únicas espécies da Ilha do Cardoso observadas se desenvolvendo sobre rocha. Também foi observado um indivíduo adulto de *F. gomelleira* e um jovem de *Coussapoa microcarpa* que se desenvolveram a partir de uma plântula no chão.

*Coussapoa microcarpa* foi muito mais abundante que as figueiras, perfazendo cerca de 36 ind/ha, enquanto as figueiras apresentaram densidade de 8 ind/ha (considerando os 125 e 28 indivíduos amostrados no interior das parcelas, respectivamente). Porém, enquanto a densidade de *C. microcarpa* não variou entre as duas formações amostradas (Floresta de Encosta e de Planície), permanecendo em 36 ind/ha para ambas as áreas, as figueiras foram mais abundantes na planície (tab. 2).

Tabela 2 - Densidade das hemiepífitas estranguladoras amostradas no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, com o número de indivíduos amostrados dentro das parcelas entre parênteses.

espécies	encosta (1,68)	planície (1,74)	área total (3,42)
<i>C. microcarpa</i>	36,9 (62)	36,2 (63)	36,5
<i>F. enormis</i>	0,0 (0)	1,7 (3)	0,9
<i>F. gomelleira</i>	1,2 (2)	1,1 (2)	1,2
<i>F. organensis</i>	1,2 (2)	0,6 (1)	0,9
<i>Ficus</i> sp1	0,0 (0)	0,6 (1)	0,2
<i>Ficus</i> sp2	3 (5)	6,9 (12)	5
<i>Ficus</i> spp.	5,4 (9)	10,9 (19)	8,2

As duas trilhas amostradas na planície não foram homogêneas, pois na trilha da Captação tanto figueiras como coussapoas foram menos abundantes (fig. 9 e 10). Todas as espécies de figueiras foram consideradas raras, com densidades próximas a 1 ind/ha. Isso é verdadeiro mesmo para *Ficus* sp.2 que apresentou cerca de 5 ind/ha, pois essa morfo-espécie provavelmente agrega várias espécies de figueira (tab. 2).

#### 4.2 Estrutura e hierarquia de tamanho

As coussapoas apresentaram padrão “J” invertido para distribuição por classes de ARP (fig. 5), enquanto as figueiras apresentaram uma distribuição extremamente irregular com um grande número de indivíduos (85%) nas duas primeiras classes de tamanho, uma total ausência de indivíduos nas classes intermediárias e um pequeno número de adultos de grande porte nas maiores classes de tamanho, alguns certamente seculares (fig. 6).

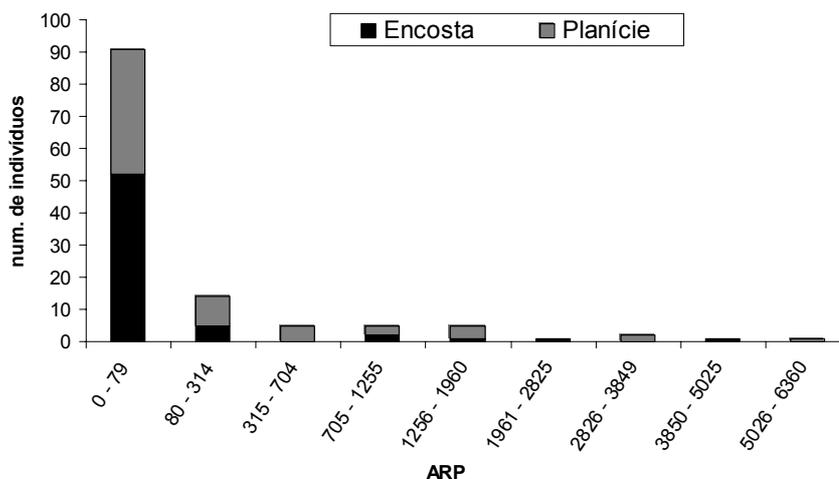


Figura 5 - Distribuição por classes de ARP (área da secção da raiz à altura do peito em  $\text{cm}^2$ ) de *Coussapoa microcarpa* (N = 125) amostrados nas áreas de encosta e planície do Parque Estadual da Ilha do Cardoso. A diferença entre cada classe contígua equivale a uma diferença de 10 cm de diâmetro.

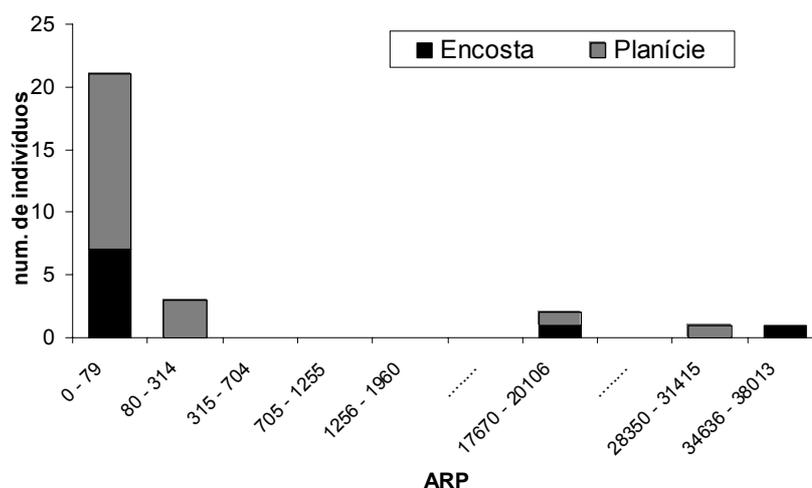


Figura 6 - Distribuição por classes de ARP (área da secção da raiz à altura do peito em  $\text{cm}^2$ ) de *Ficus* spp. (N = 28) amostrados nas áreas de encosta e planície do Parque Estadual da Ilha do Cardoso. A diferença entre cada classe contígua equivale a uma diferença de 10 cm de diâmetro.

A distribuição das alturas máximas apresenta uma curva tipo sino para coussapoas (fig. 7a) e uma distribuição assimétrica para figueiras, com menos indivíduos nas maiores classes de altura (fig. 7b).

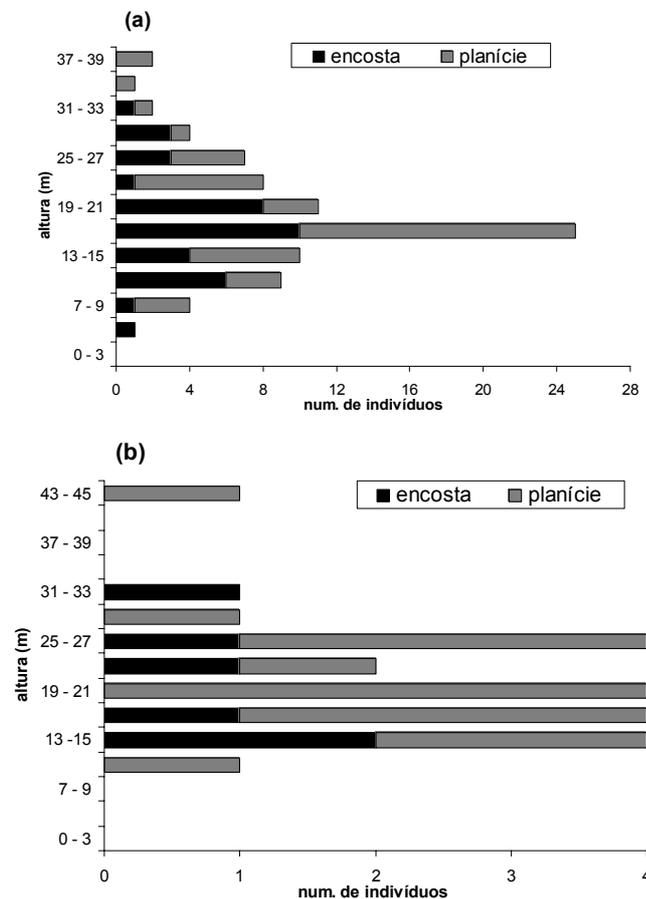


Figura 7 - Distribuição por classes de altura máxima (m) dos indivíduos de *Coussapoa microcarpa* ((a), N = 84) e *Ficus* spp. ((b), N = 22) nos dois ambientes amostrados no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

As diferenças verificadas entre os histogramas por classe de ARP foram confirmadas pela análise da hierarquia de tamanho através do coeficiente de Gini e das curvas de Lorenz (fig. 8). Tanto o coeficiente de Gini ( $G = 0,8694$ ;  $N = 125$  e  $G = 0,9087$ ;  $N = 28$  para coussapoas e figueiras, respectivamente), como as curvas de Lorenz indicaram uma maior hierarquização da população de figueiras, resultado do grande porte alcançado pelas figueiras associado às lacunas nas classes de ARP intermediárias para esse gênero (figs. 6 e 8). A figura 8b indica que cerca de 85% da população de figueiras é responsável por menos de 1% da área basal cumulativa, e 15% (os quatro maiores indivíduos) da amostra contribuem com mais de 99% da área basal cumulativa. Para

coussapoa, cerca de 53% da população representam 1% da área basal cumulativa, enquanto 47% (os 59 maiores indivíduos) são responsáveis por 99% da área basal cumulativa (fig. 8a).

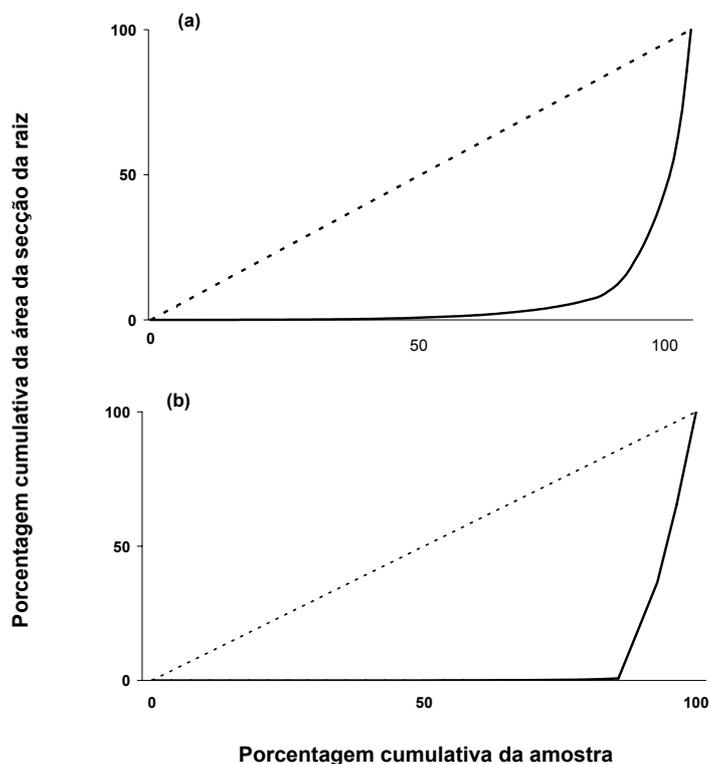


Figura 8 - Curvas de Lorenz referentes às medidas de ARP (área da secção da raiz à altura do peito em  $\text{cm}^2$ ) para *Coussapoa microcarpa* (N = 125) e *Ficus* spp. (N = 28) amostradas no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

#### 4.3 Padrões de distribuição espacial

A população de *Coussapoa microcarpa* apresentou diferentes padrões de dispersão nas duas áreas amostradas, se comportando de forma agregada na planície ( $I_p = 0,5007$ ; figs. 9 e 10) e aleatória na encosta ( $I_p = -0,1804$ ; fig. 11). Porém, quando analisamos as duas áreas amostradas na planície separadamente, encontramos um padrão agregado para os dados coletados na trilha da Captação ( $I_p = 0,5060$ ; fig. 9) e aleatório para as parcelas amostradas na trilha D&E ( $I_p = 0,1946$ ; fig. 10). O gênero *Ficus* apresentou distribuição espacial agregada na planície ( $I_p = 0,5026$ ; figs. 9 e 10) e aleatória para encosta ( $I_p = -0,1180$ ; fig. 12). Quando analisamos as duas áreas amostradas na planície separadamente para *Ficus* encontramos um padrão contrário ao encontrado para as coussapoas, sendo aleatório na trilha da Captação ( $I_p = 0,3894$ ; fig. 9) e agregado na trilha D&E ( $I_p = 0,5016$ ; fig. 10).

Foram registrados nove hospedeiros infestados por duas figueiras. Em apenas três deles as duas hemiepífitas eram da mesma espécie, uma delas era uma plântula provavelmente originada de sementes caídas da primeira hemiepífita que se desenvolveu no hospedeiro, visto que foram os dois únicos indivíduos classificados como *Ficus* sp.2. Para *C. microcarpa* foram registradas sete hospedeiras infestadas por duas hemiepífitas e uma hospedeira infestada por três hemiepífitas. Nesta última, a hospedeira era uma figueira do subgênero *Pharmacosycea*, da espécie *Ficus adhatodifolia* Schott. que, além das três coussapoas sustentava também uma epífita de *F. enormis* e uma hemiepífita de *F. organensis*. Ainda foram observadas 16 hospedeiras infestadas por figueira e coussapoas (no máximo três espécies) e uma figueira de vida livre cujo hospedeiro já havia se decomposto, sustentando uma coussapoa.

Durante o levantamento de dados algumas plântulas (epífitas) foram encontradas e estão incluídas nos mapas de distribuição espacial, entretanto não foram incluídas nas análises estatísticas, pois não foram amostradas sistematicamente.

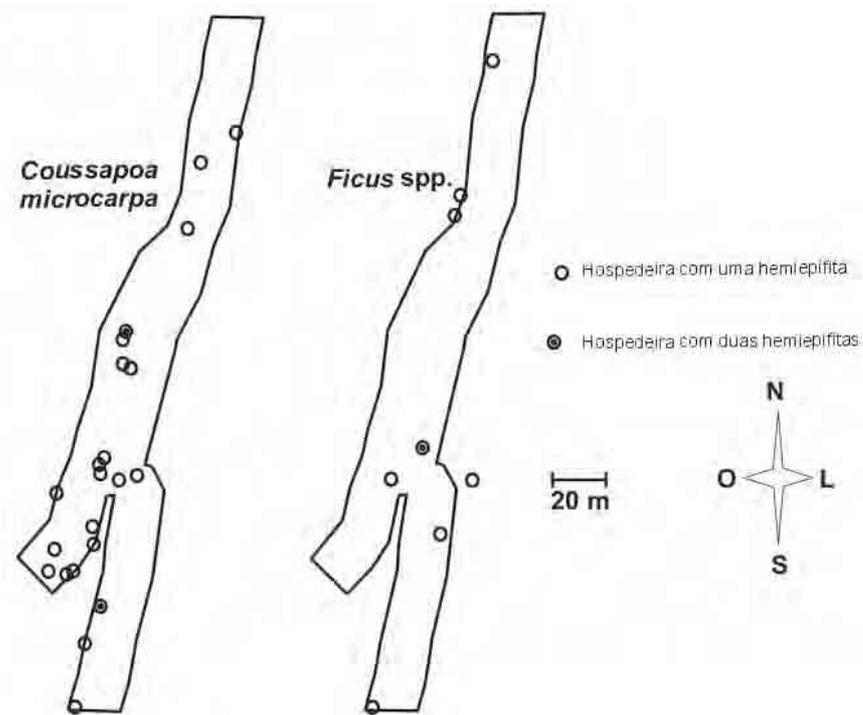


Figura 9 - Distribuição espacial das hemiepífitas amostradas na trilha da Captação no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

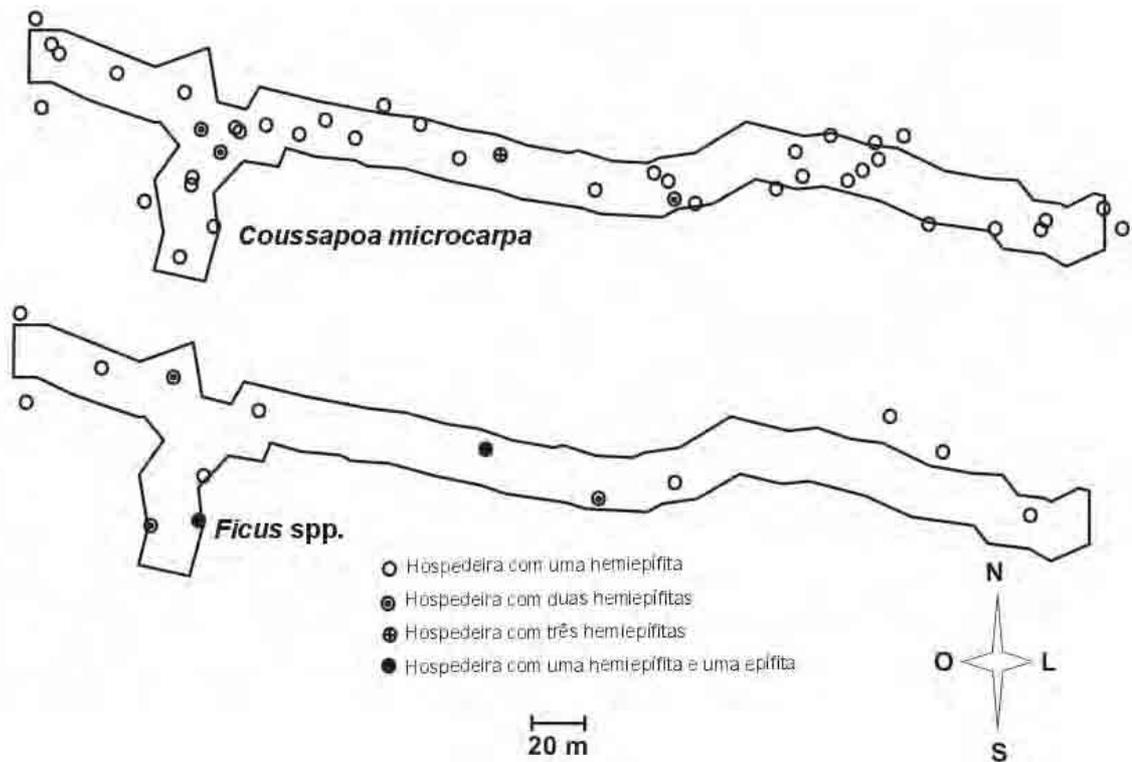


Figura 10 - Distribuição espacial das hemiepífitas amostradas na trilha D&E no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

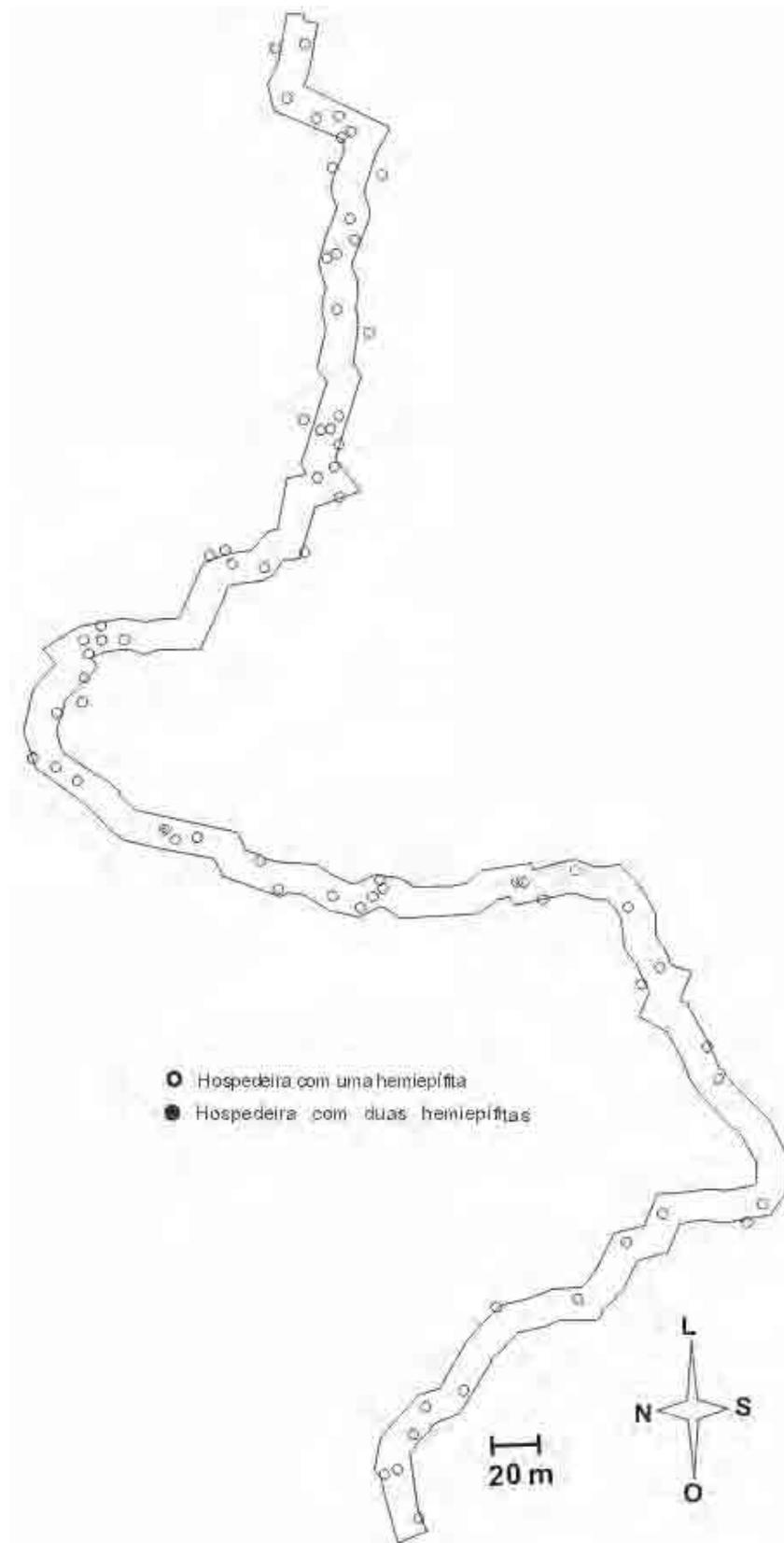


Figura 11 - Distribuição espacial de *Coussapoa microcarpa* na trilha da Encosta no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

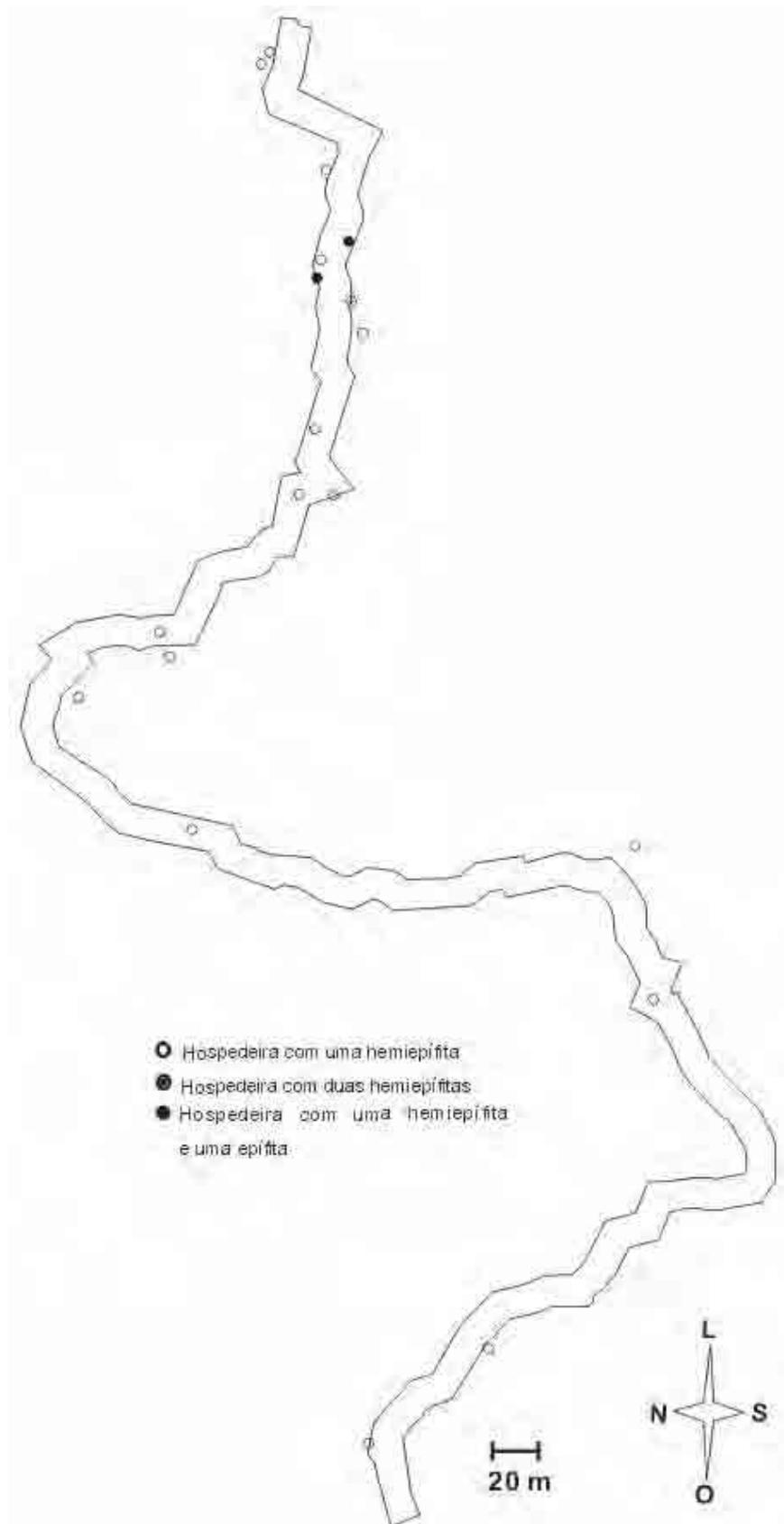


Figura 12 - Distribuição espacial de *Ficus* spp. amostrados na trilha da Encosta no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

#### 4.4 Uso do dossel florestal

A altura de estabelecimento das figueiras foi significativamente menor para indivíduos localizados na planície em relação aos localizados na encosta ( $F= 5,7686$ ;  $gl= 1$ ;  $p= 0,0182$ ; fig. 13b), porém nenhuma diferença foi detectada para coussapoas ( $F= 3,866$ ;  $gl= 1$ ;  $p= 0,0586$ ; fig. 13a). Comparando-se figueiras e coussapoas também não houve diferenças nas alturas de estabelecimento em nenhuma das áreas de estudo ( $F= 0,0993$ ;  $gl= 1$ ;  $p= 0,8911$  e  $F= 3,866$ ;  $gl= 1$ ;  $p= 0,7537$  para planície e encosta, respectivamente).

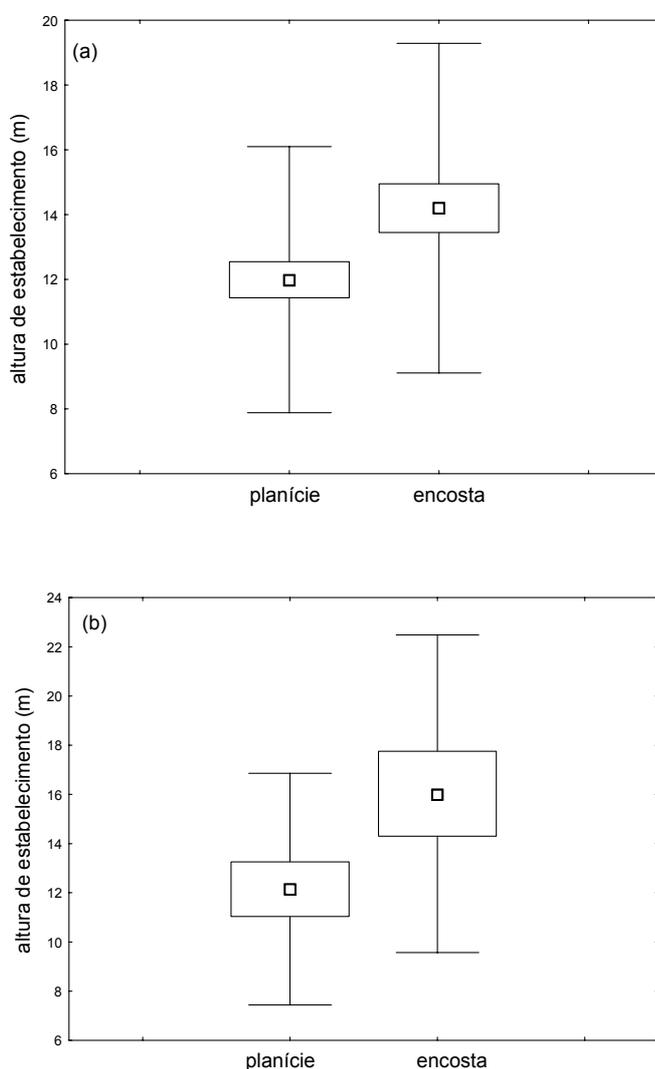


Figura 13 - Estatísticas descritivas para a altura de estabelecimento de (a) *Coussapoa microcarpa* ( $N_{planície} = 54$ ,  $N_{encosta} = 46$ ) e (b) *Ficus spp.* ( $N_{planície} = 18$ ,  $N_{encosta} = 14$ ). Onde  $\square$  = média,  $\square$  =  $\pm$ Erro Padrão e  $\perp$  =  $\pm$ Desvio Padrão.

O estabelecimento de hemiepífitas nos estratos arbustivo e herbáceo foi quase nulo, com exceção de plântulas observadas se desenvolvendo sobre

troncos apodrecidos em áreas de clareira e de dois indivíduos de figueiras e cinco de coussapoa estabelecidos abaixo de 5 m de altura.

Os indivíduos jovens e adultos de coussapoa não apresentaram diferenças significativas entre as médias de altura de estabelecimento (11,6 m e 12,6 m respectivamente;  $F = 0,769$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,612$ ; fig. 14).

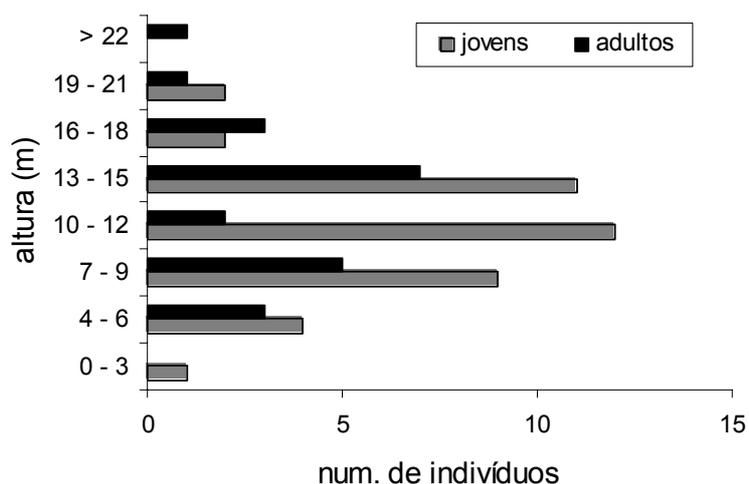


Figura 14 – Distribuição por classes de altura de estabelecimento para jovens (não reprodutivos,  $N = 41$ ) e adultos (reprodutivos,  $N = 22$ ) de *Coussapoa microcarpa* amostrados no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

A altura dos hospedeiros, tanto de figueiras como de coussapoas, não diferiu significativamente entre as formações amostradas (teste Mann-Whitney para coussapoa:  $U = 996$ ;  $p = 0,19$ ;  $N_{\text{encosta}} = 47$ ;  $N_{\text{planície}} = 50$  e ANOVA para figueiras:  $F = 0,2124$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,65$ ; fig. 15).

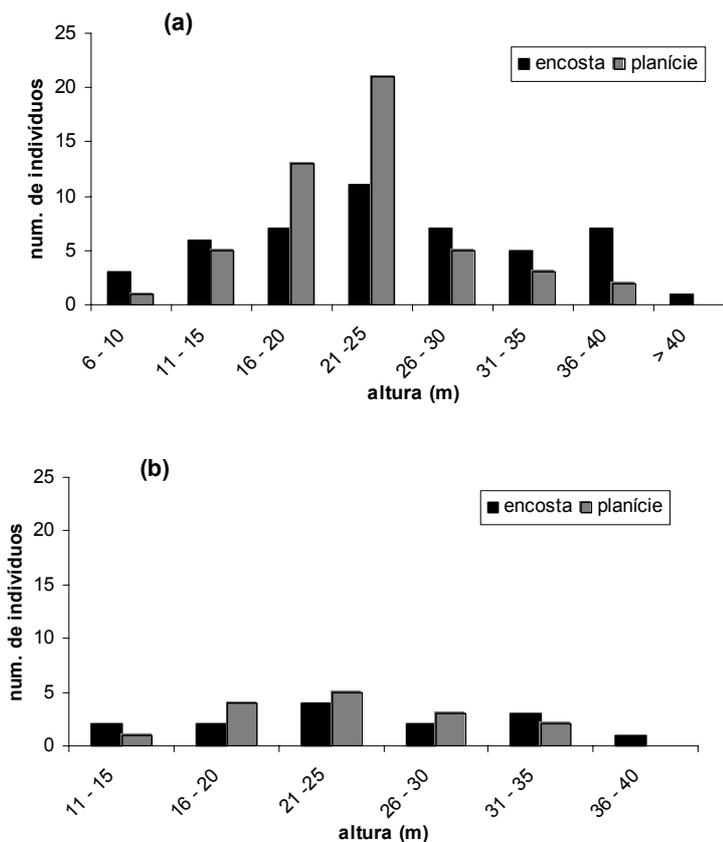


Figura 15 - Distribuição por classes de altura máxima dos hospedeiros dos indivíduos de (a) *Coussapoa microcarpa*, N = 97 e (b) *Ficus* spp., N = 29, Amostrados nas áreas de encosta e planície do Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

A maioria dos hospedeiros amostrados tinha mais de 16 m de altura (fig. 15) e 40 cm de diâmetro à altura do peito (fig. 16). Portanto, as hemiepífitas ocorreram principalmente nas árvores que compõem o dossel da floresta e, em menor número, nas árvores do sub-bosque.

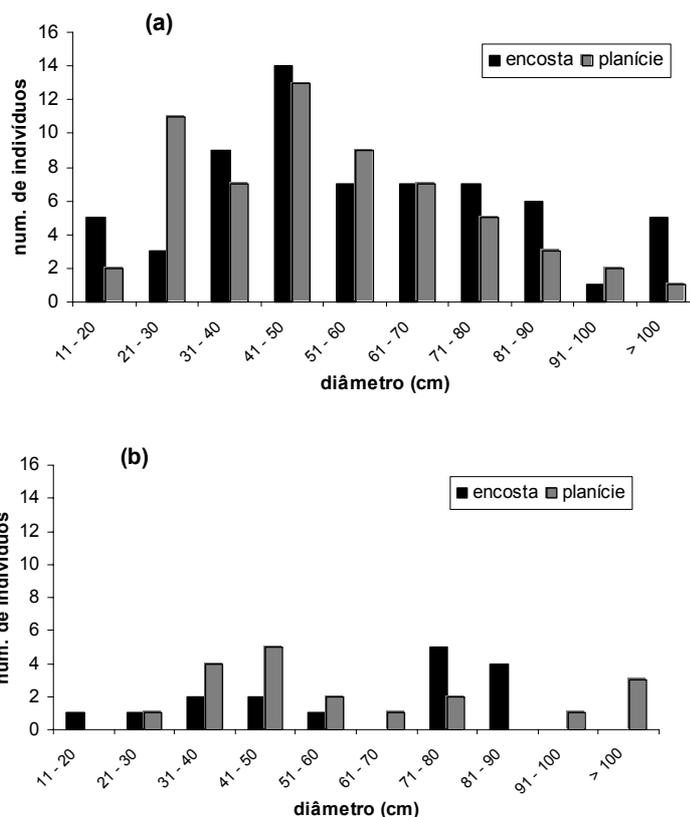


Figura 16 - Distribuição por classes de diâmetro na altura do peito (cm) dos hospedeiros dos indivíduos de (a) *Coussapoa microcarpa*, N = 124 e (b) *Ficus* spp., N = 35 amostrados nas áreas de encosta e planície do Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

Foram determinados os locais de estabelecimento para 82 dos 198 indivíduos registrados. Para *Coussapoa* os locais de estabelecimento mais comuns foram forquilhas e sobre os galhos de suas hospedeiras (fig. 17a). Para *Ficus*, a ocorrência sobre forquilhas foi maior em relação às outras categorias e não foram registradas figueiras crescendo em fendas ou sobre topo de galhos mortos (fig. 17b).

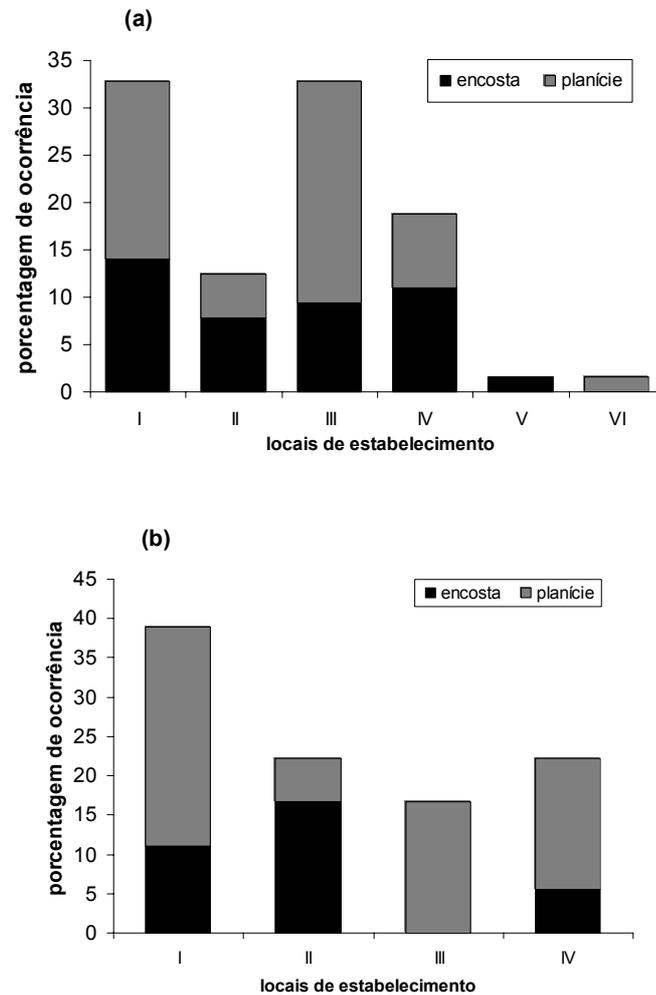


Figura 17 - Locais de estabelecimento para indivíduos de (a) *Coussapoa microcarpa* (N = 64) e (b) *Ficus* spp. (N = 18) amostradas nas áreas de encosta e planície do Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Legenda: I- forquilha, II- sobre tronco, III- sobre galho, IV- nó, V- fenda e VI- topo de galho morto.

A distribuição dos indivíduos de figueiras (N = 18) e coussapoas (N = 64) pelas categorias de local de estabelecimento não apresentou diferenças estatísticas ( $\chi^2 = 2,79$ ; gl = 3; p = 0,42).

Pela figura 18 é possível notar que não houve coussapoas adultas estabelecidas em nós, enquanto este local foi comum para o estabelecimento de jovens, indicando a existência de diferenças na distribuição dos locais de estabelecimento entre jovens e adultos de *Coussapoa*.

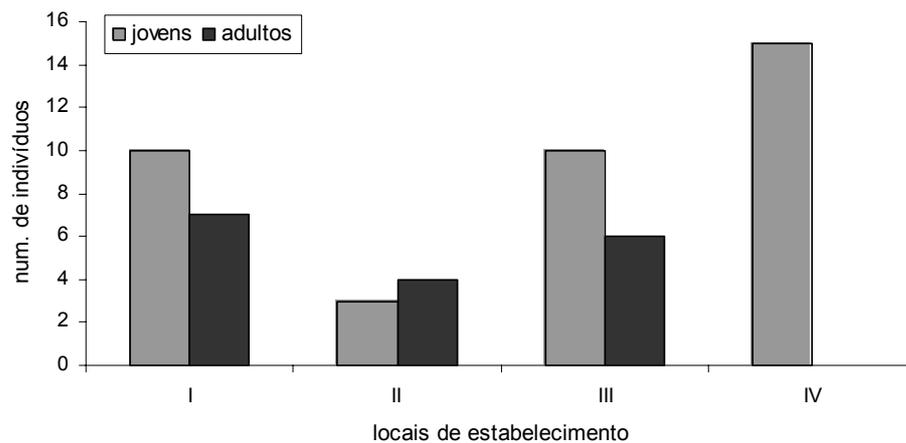


Figura 18 - Locais de estabelecimento para jovens (N = 38) e adultos (N = 17) de *Coussapoa microcarpa* amostrados no Parque Estadual da Ilha do Cardoso. Legenda: I- forquilha, II- sobre tronco, III- sobre galho, IV- nó.

Ainda em relação ao local de estabelecimento, houve diferença significativa entre figueiras e coussapoas quanto ao substrato do local de estabelecimento ( $\chi^2 = 8,203$ ; gl = 3; p = 0,042; fig. 19). As figueiras apresentaram um maior número de indivíduos estabelecidos sobre musgo e um menor número sobre a casca de suas hospedeiras em relação às coussapoas.

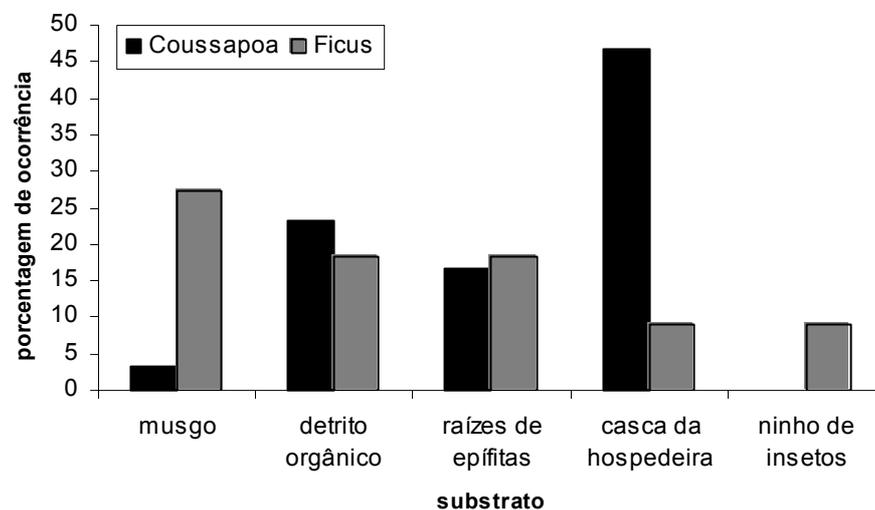


Figura 19 – Distribuição por tipo de substrato para indivíduos de *Coussapoa microcarpa* (N = 27) e *Ficus* spp. (N = 9) amostrados no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

O baixo N amostral para os dados da figura 19 está relacionado à dificuldade de constatar com segurança sobre qual tipo de substrato se

estabeleceram os indivíduos de grande e médio porte, pois as espécies amostradas podem demorar vários anos para alcançar o solo e, portanto, os substratos identificados podem ter sido formados ou simplesmente alterados após o estabelecimento das hemiepífitas.

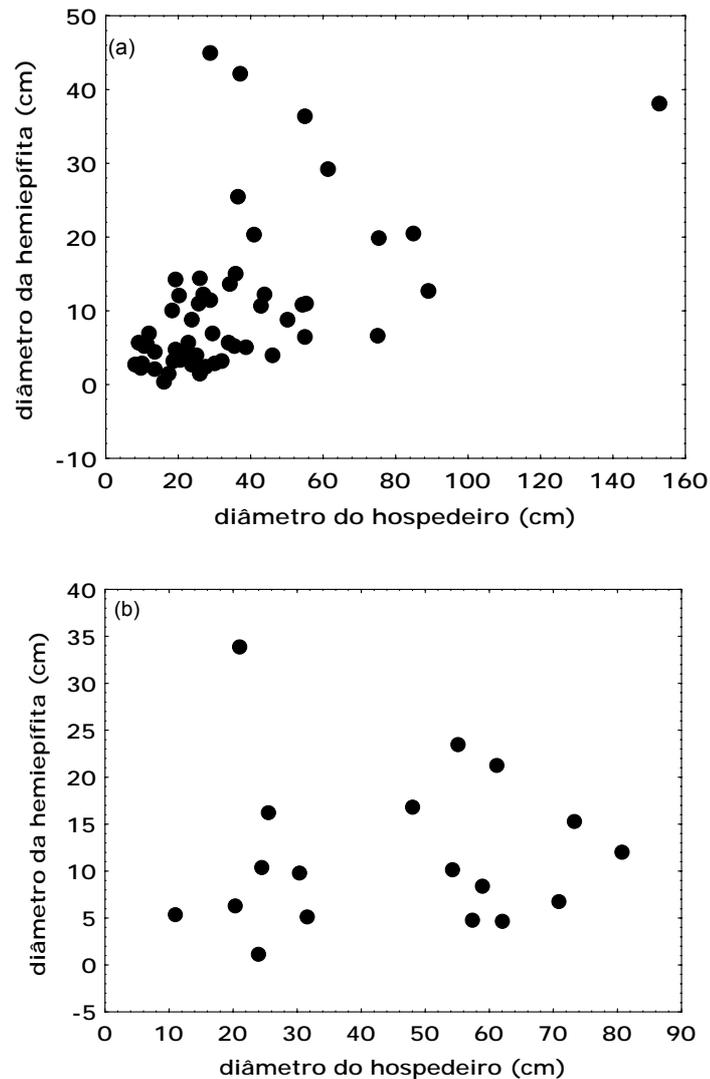


Figura 20 - Distribuição do diâmetro da hemiepífita no local de estabelecimento em função do diâmetro do hospedeiro no local de estabelecimento para os indivíduos de (a) *Coussapoa microcarpa* (N = 54) e (b) *Ficus* spp. (N = 18) amostrados no Parque Estadual da Ilha do Cardoso.

Para as coussapoas houve uma correlação positiva e significativa entre o diâmetro dos hospedeiros e da hemiepífita no local de estabelecimento ( $r_s = 0,5867$ , N = 54 e  $p = 0,000003$ , fig. 20a). As figueiras, por outro lado, não apresentam correlação significativa entre o seu diâmetro acima do local de

estabelecimento e o diâmetro dos hospedeiros no local de estabelecimento ( $r_s=0,1022$ ,  $N= 18$  e  $p= 0,6866$ , fig. 20b). A correlação para *Ficus* permanece não significativa mesmo extraído da análise o ponto “outlier” localizado no canto superior esquerdo da figura 20b.

A média do diâmetro do hospedeiro no local de estabelecimento foi significativamente maior para figueiras em relação a toda amostra de *C. microcarpa* ( $U = 331$ ;  $p = 0,043$ ; tab. 3), porém não houve diferença significativa neste parâmetro entre indivíduos de *Ficus* spp. e de *C. microcarpa* adultos (reprodutivos) ( $U = 160$ ;  $p = 0,95$ ; tab. 3). Para as coussapoas, a média do diâmetro do hospedeiro no local de estabelecimento para jovens foi significativamente menor que a obtida para adultos ( $U = 174$ ;  $p = 0,006$ ; tab. 3).

Tabela 3 – Estatísticas descritivas para o diâmetro do hospedeiro no local de estabelecimento de *Ficus* spp. e *Coussapoa microcarpa* amostrados na Ilha do Cardoso.

Hemiepífitas	N	Média (cm)	Desvio padrão
<i>Coussapoa</i> - total	54	34,7	25,3
<i>Ficus</i> - total	18	44,9	21,4
<i>Coussapoa</i> - jovens	36	28,6	18,7
<i>Coussapoa</i> - adultos	18	46,8	32,3

Foram registradas 11 ocorrências de quebra do local de estabelecimento para as coussapoas e nenhuma ocorrência para figueiras (tab. 4), entretanto, a diferença observada não foi estatisticamente significativa (teste exato de Fisher;  $N = 93$ ;  $p = 0,0803$ ) e, apesar de proporcionalmente o número de figueiras de vida livre ser maior do que o de coussapoas, essa diferença também não foi estatisticamente significativa (teste exato de Fisher;  $N = 187$ ;  $p = 0,1422$ ; tab. 4).

Tabela 4 - Indicadores de dano à hospedeiras por *Ficus* spp. e *Coussapoa microcarpa*. Legenda: Qu = número de hospedeiros cujo local de estabelecimento quebrou, In = número de hospedeiros com local de estabelecimento intacto, VL = número de indivíduos de vida livre, Hemi = número de hemiepífitas.

	Qu	In	VL	Hemi
figueiras	0 (0 %)	18 (19,4 %)	5 (2,7 %)	41 (21,9 %)
coussapoas	11 (11,8 %)	64 (68,8 %)	7 (3,7 %)	134 (71,7 %)
Total	Qu + In = 93		VL + Hemi = 187	

## 5-DISCUSSÃO

### 5.1 Riqueza e densidade

Na Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso (BARROS *et al.*, 1991) foram listadas, além de *Coussapoa microcarpa*, cinco espécies de figueiras pertencentes ao subgênero *Urostigma*. Entre essas espécies *Ficus enormis*, *Ficus gomelleira*, *Ficus organensis* e *Ficus arpazusa* foram encontradas durante este estudo. A quinta espécie registrada por BARROS *et al.* (1991) foi *F. guaranítica* Chodat. que, apesar de não ter sido encontrada na área, não deve ser descartada a possibilidade de sua ocorrência, que é tida como uma das mais abundantes de São Paulo (CARAUTA, 2002).

Além de quatro das cinco espécies registradas por BARROS *et al.* (1991), foram encontradas outras duas espécies que, apesar da ausência de sicônios nos indivíduos amostrados, caracteres vegetativos apontaram para as espécies *F. glabra* e *F. pertusa*. Assim, um mínimo de seis espécies de figueiras do subgênero *Urostigma* foi encontrado no presente estudo, perfazendo um total de sete espécies para a Ilha do Cardoso se considerada também *F. guaranítica* registrada por BARROS *et al.* (1991).

O gênero *Ficus* possui espécies com área de ocorrência muitas vezes continental e por ser um gênero extremamente complicado do ponto de vista taxonômico, é freqüente o uso de diferentes nomes para a mesma espécie em diferentes localidades ou países. Entre as espécies abordadas neste estudo, é possível afirmar que pelo menos duas possuem sinonímias ainda utilizadas em estudos recentes. São elas *Ficus broadwayi* Urban. utilizada como sinonímia de

*Ficus arpazusa* (BARROS *et al.*, 1991; MARINHO-FILHO, 1992) e *Ficus guaranitica* que, segundo PEREIRA *et al.* (2000), é sinonímia para *Ficus eximia* Schott. Acima foram citadas apenas uma sinonímia botânica para cada espécie, porém as espécies de *Ficus* geralmente possuem mais de duas (CARAUTA, 2002).

As espécies estudadas podem ser consideradas hemiepífitas obrigatórias. Porém apresentam alguma plasticidade de hábitos. *Ficus arpazusa* e *F. gomelleira* foram observadas se desenvolvendo sobre pedra e um indivíduo adulto de *F. gomelleira*, um de *F. enormis* e um jovem de *Coussapoa microcarpa* se desenvolveram sobre o solo. Fora da Ilha do Cardoso, porém dentro do município de Cananéia, *F. enormis*, *F. organensis* e *C. microcarpa* foram encontradas crescendo sobre ruínas históricas em áreas urbanas e rurais, sendo nesse caso indesejáveis por causarem sérios danos a esses patrimônios.

As duas áreas abordadas na planície não foram homogêneas, pois na trilha da Captação tanto figueiras como coussapoas foram menos abundantes. As diferenças ambientais entre essas áreas serão abordadas mais adiante.

A densidade de *C. microcarpa* se manteve constante tanto na encosta como na planície (tab. 2) e, para os indivíduos de vida livre, condiz com o encontrado por MELO & MANTOVANI (1994) em um estudo fitossociológico realizado em uma área de 1 ha de mata de encosta próxima à área amostrada neste estudo (entre o alojamento e a represa; ver fig 1). Nesse estudo os autores apenas consideraram os indivíduos arbóreos e registraram cinco coussapoas de vida livre. Apesar de não classificarem a espécie como hemiepífita estranguladora, ressaltam que não foram encontrados jovens dessa espécie, apenas indivíduos pertencentes ao dossel e emergentes. Em um levantamento fitossociológico no Parque Estadual Carlos Botelho, em São Paulo, foram encontradas duas espécies de *Coussapoa*, uma delas identificada apenas até o nível de gênero e *C. microcarpa*, que possuía uma densidade de 1,2 ind/ha (DIAS, 2005), entretanto o autor não comenta nem o hábito nem o porte dos indivíduos amostrados.

As coussapoas foram cerca de quatro vezes mais abundantes que o gênero *Ficus* como um todo (tab. 2). Porém, ao compararmos a somatória da secção da raiz à altura do peito por hectare (SARP) entre ambos os gêneros, constatamos que as figueiras têm SARP quase três vezes maior que a das coussapoas (29.327 cm<sup>2</sup> para figueiras e 10.811 cm<sup>2</sup> para coussapoas). Portanto, considerando a importância das figueiras dentro do ecossistema sua baixa densidade é compensada por sua alta área basal.

Entre as figueiras, as únicas espécies para as quais foi possível avaliar com segurança a densidade foram *F. gomelleira* e *F. organensis*, ambas com aproximadamente 1 ind/ha (tab. 2). MELO & MANTOVANI (1994) registraram para a Ilha do Cardoso uma densidade de 1 ind/ha para *F. organensis*, porém fizeram as mesmas ressalvas que as referentes aos dados de *C. microcarpa* (op. cit.).

*Ficus enormis* é, provavelmente, a espécie de figueira hemiepífita mais abundante na Ilha do Cardoso, porém a dificuldade de coleta e identificação não permitiu uma avaliação precisa. *Ficus* sp.1 (provável *F. pertusa*) e *F. cf. glabra* são provavelmente as espécies de figueiras mais raras presentes na área, visto que não constam no levantamento realizado por MELO & MANTOVANI (1994) e foram coletados apenas dois exemplares de cada morfo-espécie no presente estudo.

*Ficus gomelleira* é a espécie de maior porte dentre as espécies de hemiepífitas amostradas, alcançando 3 m de diâmetro na altura do peito e cerca de 40 m de altura.

A densidade total de figueiras do subgênero *Urostigma* conectadas ao solo na área estudada foi aproximadamente 8 ind/ha, o que pode ser considerado um valor alto para florestas primárias, pois apesar do gênero *Ficus* ser comum na maioria das florestas tropicais (tab. 5), é geralmente representado por várias espécies simpátricas quase sempre raras (MCKEY, 1989). Entretanto, a riqueza de espécies do gênero *Ficus* é inferior ao encontrado em outros estudos, principalmente em regiões da Ásia, África e Indonésia (tab. 5), o que é coerente com os padrões de diversidade desse gênero ao redor do mundo (CARAUTA, 1989). Além de matas ciliares e

florestas secundárias (tab 5), áreas de savanas com alta densidade de palmeiras parecem ser um caso especial para figueiras (PUTZ & HOOLBROK, 1989; MARINHO-FILHO, 1992).

Tabela 5 - Densidade e riqueza de figueiras estranguladoras em outros estudos. Legenda para as fases da vida de uma hemiepífita primária: Epi = epífita; Hemi = hemiepífita; VL = vida livre; Ad = indivíduos reprodutivos.

Local	Tipo de vegetação	Fase da vida	Densidade (ind/ha)	riqueza	fonte
Brasil (Pantanal matogrossense)	savanas	Hemi	45	5	MARINHO-FILHO, 1992
Venezuela (Llanos)	savanas	Epi, Hemi e VL	106	2	PUTZ & HOOLBROK, 1989
África (Gabon)	mata ciliar	Hemi e VL	46,5	20	GAUTIER-HION & MICHALOUD, 1989
Índia (distrito de Pollachi)	floresta secundária	Hemi e VL	11,1	-	ATHREYA, 1999
Bornéu (Leste de Kalimantan)	floresta tropical	Ad	6,6	30	LEIGHTON & LEIGHTON, 1983 <i>apud</i> MCKEY, 1989
Panamá (Ilha de Barro Colorado)	floresta tropical	Hemi e VL	3	12	TODZIA, 1986
África (Costa do Marfim)	floresta tropical	Hemi e VL	4,7	19	MICHALOUD & MICHALOUD-PELLETIER, 1987
África (Gabon)	floresta tropical	Hemi e VL	1,5	20	GAUTIER-HION & MICHALOUD, 1989
Brasil (Ilha do Cardoso)	floresta tropical	VL	1	1	MELO & MANTOVANI, 1994
Bornéu (Oeste de Kalimantan)	floresta tropical	Ad	0,2	1	LAMAN, 1995a
Índia (distrito de Pollachi)	floresta tropical	Hemi e VL	5,6	-	ATHREYA, 1999
Brasil (Ilha do Cardoso)	floresta tropical	Hemi e VL	8,2	6	Este estudo

De modo geral as diferentes espécies de figueira ocorrentes na Ilha do Cardoso podem ser consideradas raras a extremamente raras, corroborando com resultados obtidos em outros estudos realizados em florestas tropicais primárias (tab. 5).

## 5.2 Estrutura e hierarquia de tamanho

Embora informações sobre densidade de hemiepífitas estranguladoras não sejam incomuns (tab. 5), estudos enfocando a estrutura populacional dessas plantas são extremamente raros, enquanto estudos sobre estrutura de tamanho e distribuição espacial são praticamente inexistentes (WILLIAMS-LINERA & LAWTON, 1995; ZOTZ & ANDRADE, 2002). Os dados obtidos sobre a estrutura de tamanho para coussapoa e figueiras mostram diferenças importantes entre esses gêneros, nas formações florestais estudadas na Ilha do Cardoso.

Para *C. microcarpa* podemos considerar a existência de um padrão “J” invertido na distribuição de tamanho (fig. 5). Em diversos trabalhos realizados com espécies exclusivamente arbóreas a distribuição “J” invertido tem sido interpretada como típica de populações estáveis, nas quais há indivíduos jovens para suprir a população com a morte dos mais velhos, e associada a espécies com recrutamento constante e intolerantes à sombra (KNIGHT 1975; CLARK & CLARK, 1987; ALVES, 2000). Embora existam poucos indivíduos nas classes de tamanho intermediárias na população de *Coussapoa microcarpa*, não existem lacunas, indicando que esta população tem um bom potencial de regeneração. Todavia muito pouco se sabe sobre a fragilidade dessa espécie frente a situações de fragmentação e degradação ambiental.

TODZIA (1986) sugeriu que hemiepífitas permanentes (incapazes de se auto sustentar) como *Coussapoa panamensis* Pitt. e *C. magnifolia* Trec. são, muitas vezes, intolerantes à sombra. Apesar das espécies de coussapoa citadas acima não serem estranguladoras, a característica de intolerância à sombra pode ser inerente ao gênero. PRÓSPERI *et al.* (2001) sugerem que a intolerância à sombra é uma característica comum à guilda de hemiepífitas primárias. A estrutura de tamanho do tipo “J” invertido encontrado para *Coussapoa microcarpa* no presente estudo (fig. 5), corrobora com essa sugestão.

Quanto à estrutura populacional das figueiras, a grande lacuna presente entre as menores e maiores classes de tamanho (fig. 6) indica que o estágio juvenil é um dos mais vulneráveis no ciclo de vida das figueiras. Essa

característica da estrutura de tamanho das figueiras confere a esse gênero uma maior fragilidade em relação às coussapoas, pois existe uma ausência de indivíduos nas classes intermediárias para suprir a população com a morte dos indivíduos mais velhos (CLARK & CLARK, 1987).

É esperado que a fase epífita das hemiepífitas seja mais vulnerável ainda, pois por não acessarem o estoque de água e nutrientes do solo, dependem unicamente das condições (luminosidade, substrato, umidade) presentes no local de estabelecimento, que muitas vezes são inadequadas à sobrevivência e desenvolvimento de suas plântulas (LAMAN, 1995a). Porém, as plântulas não foram sistematicamente amostradas nesse levantamento, nem para figueiras nem para coussapoas. LAMAN (1995a), em um experimento conduzido em Bornéu, observou que apenas 1% de todas as plântulas de *F. stupenda* Miq. sobrevivem ao primeiro ano de vida. Um padrão semelhante foi encontrado por ZOTZ & ANDRADE (2002), que em um outro experimento na Ilha de Barro Colorado (Panamá), acompanharam durante um ano o desenvolvimento de 210 plântulas de *Clusia uvitana* Pitt. e, ao término desse período, apenas uma plântula havia sobrevivido. Ambos os trabalhos acompanharam mudas originadas de sementes colocadas experimentalmente sobre a copa das árvores. Acompanhamentos de populações naturais quanto à sobrevivência de plântulas ainda não foram realizados em parte devido à dificuldade de acesso ao dossel florestal.

Portanto, é possível prever que o efeito de gargalo na estrutura populacional das coussapoas e, principalmente das figueiras, seja bem maior que o indicado pelas figuras 5 e 6, pois a todas as condições adversas que estas plantas enfrentam enquanto plântulas, devemos acrescentar o tempo que leva até a raiz alcançar o solo, que pode ser de vários anos (ZOTS & ANDRADE, 2002).

As figueiras parecem adotar uma estratégia diferente daquela seguida pelas coussapoas. Ao considerar o grande porte dos indivíduos mais velhos de figueiras (fig. 6), é possível inferir que esse gênero apresenta espécies bastante longevas, contrapondo dessa forma à dificuldade de sucesso no estabelecimento de regenerantes. Os indivíduos adultos da população de

figueiras podem, portanto, lançar sementes na floresta por décadas ou até séculos. Vale ressaltar que as figueiras possuem copas amplas, alcançando freqüentemente, no caso dos indivíduos mais velhos, um diâmetro maior ou igual à sua altura, ao contrário das coussapoas que possuem copas mais estreitas porém profundas. Por isso a produção de frutos e sementes dos grandes indivíduos de figueiras costuma ser farta (LAMBERT & MARSHALL, 1991).

Todavia a afirmação de que as figueiras são longevas pode não ser aplicável a todas as espécies de figueiras presentes na ilha como, por exemplo, *Ficus* cf. *pertusa*, visto que algumas espécies de figueiras hemiepífitas não são estranguladoras e devem ser consideradas hemiepífitas permanentes e conseqüentemente, seu tempo de vida estaria associado à sobrevivência de seu hospedeiro. Segundo TODZIA (1986) *F. colubrinae* Standl., *F. perforata* L. e *F. pertusa* são espécies de figueiras que, ao menos na Ilha de Barro Colorado (Panamá), não alcançam a independência de seu hospedeiro. Entretanto, as informações sobre as espécies de figueiras ainda são escassas e muitas vezes baseadas em uma única localidade. PUTZ & HOLBROOK (1989), por exemplo, notaram que na região de Calabozo (Venezuela) *F. pertusa* se torna uma grande árvore de vida livre com copa de até 17 m de diâmetro. *Ficus pertusa* é, portanto, apenas um exemplo da grande plasticidade de hábito das espécies de *Ficus* do subgênero *Urostigma*. Durante este estudo observei que as espécies *F. gomelleira*, *F. enormis* e *F. organensis* são capazes de se auto sustentar e os indivíduos mais velhos alcançam grande porte e formam copas com diâmetro próximo ou maior que sua altura.

A distribuição por classes de altura máxima apresentou diferenças entre figueiras (fig. 7b) e coussapoas (fig. 7a). Para coussapoas tal distribuição apresentou uma curva tipo sino, enquanto para figueiras foi assimétrica. Esses dados demonstram que as espécies estudadas são plantas pertencentes ao dossel florestal, pois mais de 70% dos indivíduos amostrados possuem sua copa acima de 15 m de altura. Como as hemiepífitas se estabelecem sobre árvores e portanto a vários metros do solo, muitas vezes as plântulas possuem sua copa em altura superior a copa de indivíduos mais velhos, desde que

tenham se estabelecido em alturas superiores aos indivíduos mais velhos. Assim o número de indivíduos por classes de altura é extremamente influenciado pela altura de estabelecimento de cada indivíduo. A altura total dessas plantas é, portanto, um péssimo descritor da estrutura de tamanho das populações estudadas.

Curiosamente, tanto as figueiras como as coussapoas alcançaram maiores alturas nas áreas amostradas na planície (fig. 7), apesar de não existir diferença na altura entre os hospedeiros amostrados na planície e na encosta (fig. 19). Um fator ambiental que pode estar influenciando esse padrão é a declividade do terreno. Na encosta as árvores podem ter uma menor probabilidade de alcançar grande porte por estarem mais suscetíveis à queda devido ao relevo íngreme, cuja declividade na cota altimétrica de 200 m da encosta fica entre 15° e 25° (LEANDRO JAMERSON, dados não publicados). Assim, a probabilidade dos indivíduos da planície alcançarem idade e porte avançados é maior, pois o relevo é predominantemente plano.

O coeficiente de Gini não mostrou grandes diferenças na forma como os indivíduos são distribuídos pelas classes de tamanho entre *Ficus* e *Coussapoa*, sendo alto para ambos os casos. Contudo, quando comparamos as curvas de Lorenz para ARP entre ambos os gêneros (fig 8), notamos uma maior hierarquização da população de figueiras, realçada pela quebra na suavidade da curva.

Estes dados reforçam a fragilidade das populações de figueira na área de estudo, devido ao grande número de lacunas nas classes de tamanho intermediárias, e indicam a dificuldade pela qual as plântulas devem passar para alcançar a maturidade, principalmente considerando que os dados apresentados englobam todo o gênero *Ficus*, por outro lado realçam a importância dos indivíduos mais velhos na manutenção da população. Já os dados de densidade e estrutura de tamanho para as coussapoas indicam que essa espécie, apesar das condições adversas de desenvolvimento no dossel florestal, se estabelece e se desenvolve mais facilmente que as figueiras, sendo possivelmente menos exigente quanto aos microsítios favoráveis ao seu estabelecimento e desenvolvimento.

Outros fatores que podem influenciar na diferença do potencial de regeneração entre os gêneros estudados são a velocidade de crescimento da raiz, a probabilidade de sobrevivência das plântulas até que as raízes alcancem o solo e a velocidade de desenvolvimento da plântula. Em um estudo realizado na Reserva Natural Fortuna (Panamá), PATIÑO *et al.* (1999) estimaram o tempo médio em que as raízes de duas espécies de *Clusia* demoram para alcançar o solo quando estabelecidas a 10 m de altura em 2,2 anos, com uma chance de 87% de sucesso, e constataram que a taxa de crescimento das raízes era cerca de duas vezes maior na estação úmida em relação à estação seca. Em relação ao tempo de crescimento das plântulas de hemiepipítas, LAMAN (1995a) constatou que após um ano do início de um experimento com o plantio de 6720 sementes de *Ficus stupenda* na copa de espécies arbóreas do dossel de uma floresta tropical em Bornéu, 85 plântulas haviam sobrevivido. Destas, apenas três apresentaram um crescimento vigoroso, alcançando de 50 a 80 cm de altura. As principais causas de mortalidade de plântulas observadas foram o stress hídrico e a herbivoria (LAMAN, 1995a).

Portanto, estudos comparando o vigor e a velocidade de crescimento entre raízes e plântulas de *C. microcarpa* e *Ficus* spp. podem indicar se as coussapoas possuem uma maior capacidade regenerativa devido à maior velocidade com que suas raízes atingem o solo e suas plântulas se estabelecem, diminuindo assim a probabilidade de morte de suas plântulas por dessecação, herbivoria ou danos mecânicos.

### 5.3 Padrões de distribuição espacial

A colonização do habitat por organismos ocorre, geralmente, de forma agregada, sendo que padrões de distribuição espacial aleatório são raros para populações vegetais (HUTCHINGS, 1997). Entretanto, estudos sobre a distribuição espacial de hemiepífitas lenhosas que poderiam ser comparados com os resultados obtidos no presente trabalho são raros.

As populações de *Coussapoa* e de *Ficus* amostradas na trilha da encosta apresentaram padrão de dispersão aleatório (figs. 11 e 12, respectivamente), enquanto que as populações amostradas na planície apresentaram um padrão agregado (figs. 9 e 10)

O padrão espacial das hemiepífitas enraizadas no solo reflete o padrão de recrutamento das mesmas. O estabelecimento das plântulas depende das condições dos microsítios nos quais as sementes são depositadas, tais como a quantidade de luz (MICHALOUD & MICHALOUD-PELLETIER, 1987; PUTZ & HOLBROOK, 1989), a capacidade de retenção de umidade e de reserva de nutrientes (PUTZ & HOLBROOK, 1989; ZOTZ & ANDRADE, 2002), a altura e local do microsítio no hospedeiro (DANIELS & LAWTON, 1991; LAMAN, 1995a) e as características morfológicas do hospedeiro (LAMAN, 1996a; ATHREYA, 1999). Não foi possível, levantar todas essas variáveis, porém observações de campo indicaram a ausência de *Arecaceae* e uma baixa frequência de *Myrtaceae* (apenas uma) infestadas por *coussapoa*. Vale lembrar que essas são as duas famílias mais abundantes da vegetação de encosta (considerando os indivíduos arbóreos maiores de 1,30 m de altura) na Ilha do Cardoso (MELO & MANTOVANI, 1994). *Euterpe edulis* Mart. é responsável por cerca de 5/6 dos indivíduos da família *Arecaceae*. Os indivíduos dessa espécie, apesar de alcançarem o dossel florestal não apresentam microsítios favoráveis ao estabelecimento de hemiepífitas, pois possuem a casca extremamente lisa e as epífitas que eventualmente iniciarem seu desenvolvimento nas axilas de suas folhas não resistem à queda das mesmas. Apesar da família *Myrtaceae* ser a segunda em número de indivíduos nas áreas de encosta da Ilha do Cardoso (ficando atrás da *Arecaceae*) e possuir diversas espécies pertencentes ao

dossel florestal (MELO & MANTOVANI, 1994), provavelmente são menos suscetíveis a infestação por hemiepífitas por soltarem a casca regularmente.

Cerca de 87% das coussapoas amostradas na encosta estavam sobre hospedeiras com mais de 35 cm de diâmetro na altura do peito (DAP). Assim, árvores com DAP maior que 35 cm foram consideradas hospedeiras potenciais. Foram amostradas 133 árvores com mais de 35 cm de diâmetro em um hectare de mata de encosta no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (MELO & MANTOVANI, 1994). Estavam infestadas por coussapoas em média 33 árvores com mais de 35 cm de diâmetro por hectare, o que representa 26% dos hospedeiros potenciais presentes em um hectare de mata de encosta na Ilha do Cardoso. Portanto, considerando a vegetação de encosta, em cada quatro árvores com mais de 35 cm de diâmetro, uma estava infestada por *C. microcarpa*.

Estudos mais detalhados sobre a interação entre os hospedeiros e as coussapoas, tanto na encosta como na planície, são necessários, porém podemos inferir que o padrão aleatório apresentado por esse gênero na mata de encosta (fig. 11) está relacionado à possibilidade de não existirem hospedeiros com maior probabilidade à infestação por coussapoas e sim alguns *taxa* mais restritivos. Como o padrão de distribuição de árvores em uma floresta aparentemente tende ao aleatório, esse fato pode influenciar a ocorrência do mesmo padrão em populações de *C. microcarpa*.

O padrão agregado encontrado para a população de *C. microcarpa* na planície da Ilha do Cardoso reflete principalmente o observado na trilha da Captação, (fig. 9), pois o padrão encontrado na trilha D&E foi aleatório (fig. 10). Essas duas trilhas apresentam diferenças na intensidade de cobertura do dossel florestal. Enquanto a trilha D&E possui um dossel bastante contínuo, com exceção do ponto em que é dividida pela “Transcardoso”, uma estrada com cerca de 5 m de largura construída há cerca de 30 anos (fig. 4), a trilha da Captação apresenta uma maior descontinuidade do dossel, devido a um riacho com cerca de 4 m de largura que cruza a parcela desde a parte sul até sua área central, à passagem de uma tubulação de calibre médio que capta água para abastecimento do Núcleo Perequê por toda sua extensão e a proximidade

com a Transcardoso (fig. 4). Os indivíduos de *C. microcarpa* estavam mais agregados na parte sul dessa parcela, que é a área com dossel mais descontínuo e, portanto, com maior luminosidade. O aumento de luminosidade é favorável ao desenvolvimento de hemiepífitas (Prósperi *et al.*, 2001), porém a maior incidência luminosa pode gerar redução da umidade e aumento de pioneiras e trepadeiras (ENGEL *et al.*, 1998), dificultando a colonização do ambiente pelas hemiepífitas, tanto pelo pela escassez de umidade como pela competição com lianas. Assim, medidas estruturais (por ex., porcentagem de cobertura, densidade de epífitas, hemiepífitas secundárias e lianas e padrão de estratificação vertical) e climáticas (por ex., luminosidade, umidade relativa, temperatura) do dossel florestal são importantes para avaliar se e como a heterogeneidade do dossel influencia no estabelecimento e desenvolvimento de plântulas das hemiepífitas primárias.

O padrão aleatório apresentado pelas coussapoas na trilha D&E (fig. 10) provavelmente segue um padrão semelhante ao apontado para os dados da encosta, apesar de apenas 65% dos hospedeiros possuírem mais de 35 cm de diâmetro. Porém não existem estudos de fitossociologia na área de planície para confirmar essa tendência.

Como as figueiras apresentam uma baixa densidade e ausência total de indivíduos regenerantes nas parcelas amostradas, é possível que o padrão de dispersão aleatório encontrado na encosta e na trilha da Captação seja fruto de estocasticidades durante o processo de dispersão, estabelecimento e mortalidade das sementes e plântulas. Diversos estudos mostram existir um alto grau de dependência entre figueiras e seus hospedeiros em diversas regiões do globo (DANIELS & LAWTON, 1991; LAMAN, 1996a; ATHREYA, 1999). Em um caso hipotético, no qual a interação com o hospedeiro é específica, o padrão de distribuição espacial da figueira tenderá a repetir o padrão espacial dos indivíduos adultos de sua hospedeira. ATHREYA (1999), por exemplo, observou que a densidade de figueiras estranguladoras aumentava com a densidade de sua hospedeira específica, entretanto a autora não abordou os padrões de distribuição espacial das figueiras e de suas hospedeiras.

As figueiras apesar de também apresentarem uma maior abundância na área sul da trilha da Captação (fig. 9), mantiveram um padrão aleatório em sua distribuição espacial, porém apresentaram distribuição espacial agregada para a trilha D&E, devido principalmente ao grande número de hospedeiros com duas hemiepífitas (fig. 10), podendo indicar uma maior especificidade por hospedeiro para esse gênero.

Tendo em vista a escassez de locais adequados ao estabelecimento de figueiras (LAMAN, 1995a), a distribuição de microsítios adequados sobre as hospedeiras pode influenciar na distribuição das figueiras. Existem diversas características do local de estabelecimento independentes da espécie hospedeira (por ex., luminosidade e microclima) ou comuns a mais de uma espécie de hospedeira (por ex., textura da casca, deciduidade, síndrome de dispersão) (PUTZ & HOLBROOK, 1989; DANIELS & LAWTON, 1991, LAMAN, 1995a). Neste estudo não foram coletados dados que permitissem a análise do grau de dependência entre figueiras e suas hospedeiras na Ilha do Cardoso, porém vale frisar que não foi encontrada nenhuma figueira estabelecida sobre mirtáceas.

Por outro lado, as sementes das hemiepífitas estudadas são dispersas por animais e, portanto, a especificidade por um hospedeiro pode ser explicada pelo comportamento dos dispersores de sementes (ZOTZ & ANDRADE, 2002). Morcegos, por exemplo, ao consumirem os figos que coletam, freqüentemente utilizam como poleiro de alimentação espécies de palmeiras (PUTZ & HOLBROOK, 1989), no entanto, as palmeiras não foram hospedeiras freqüentes na Ilha do Cardoso. Uma das hospedeiras amostradas nesse estudo era uma figueira da espécie *Ficus adhatodifolia* Schott. (subgênero *Pharmacosycea*), que estava infestada por três indivíduos de *C. microcarpa*, uma epífita de *F. enormis* e uma hemiepífita de *F. organensis*. Esse fato corrobora com o fato de que muitas vezes a preferência por um hospedeiro pode ser explicada pelo comportamento dos dispersores (ZOTZ & ANDRADE, 2002), visto que os frutos e folhas de *F. adhatodifolia* são apreciados pelos bugios que freqüentemente se alimentam de figueiras (FIGUEIREDO, 2003) e provavelmente também de coussapoas.

A predação de sementes de figueiras hemiepífitas também pode influenciar nos padrões de estabelecimento de suas plântulas em diferentes hospedeiros. Um exemplo desse efeito foi apresentado por LAMAN (1996b), que registrou um decréscimo significativo da probabilidade de estabelecimento de figueiras sobre hospedeiros com a presença de ninhos de uma espécie de formiga do gênero *Pheidole*. Como os ninhos dessa espécie foram mais associados a hospedeiros já infestados por figueiras hemiepífitas adultas, o autor sugeriu que a presença dessas formigas pode explicar a baixa frequência ou ausência de figueiras coespecíficas em um mesmo hospedeiro. Diversos estudos apontam que a presença de plântulas de hemiepífitas estranguladoras sobre coespecíficos adultos ou hospedeiras infestadas por dois adultos da mesma espécie são incomuns (TITUS *et al.*, 1990; THOMSON *et al.*, 1997; presente estudo), porém até o momento não foram encontradas evidências de alelopatia para espécies do gênero *Ficus* (TITUS *et al.*, 1990; LAMAN, 1995a). Formigas também podem descartar, abandonar nas proximidades do ninho ou deixar cair as sementes durante o transporte, devendo assim ser consideradas como dispersores secundários (KAUFMANN *et al.*, 1991; LAMAN, 1996b). Além disso, LAMAN (1995a) considerou que locais adequados ao estabelecimento de figueiras no dossel são provavelmente pequenos e incomuns. Assim, a raridade de locais de estabelecimento adequados às hemiepífitas pode diminuir a probabilidade de duas sementes serem depositadas em microsítios próximos e adequados ao estabelecimento das plântulas, corroborando com o padrão aleatório encontrado para figueiras de modo geral. Porém apesar das coussapoas também estarem distribuídas de forma predominantemente aleatória no ambiente, e a presença de duas coussapoas adultas sobre um mesmo hospedeiro ser incomum é provável que locais adequados ao estabelecimento de indivíduos desse gênero sejam mais comuns do que para figueiras, devido à alta densidade de *C. microcarpa* na área estudada.

A análise de distribuição espacial das populações de hemiepífitas amostradas possui restrições quanto a escala espacial enfocada. Segundo KREBS (1998) podem ocorrer populações distribuídas em grandes agrupamentos com indivíduos distribuídos aleatoriamente dentro dos

agrupamentos. Devido principalmente à forma das parcelas (estreitas e compridas), não foi possível uma análise em maior escala e portanto, os resultados obtidos podem não corresponder aos padrões seguidos pelas populações estudadas na Ilha do Cardoso como um todo.

Ao observarmos a distribuição espacial dos indivíduos de *C. microcarpa* (fig. 11) e *Ficus* (fig. 12) na mata de encosta, é possível notar um aumento na densidade das hemiepífitas na parte leste da parcela. Analisando o relevo do trecho percorrido na mata de encosta apresentado na figura 4, observamos que a parte oeste da parcela está encravada em um vale, enquanto a parte leste percorre uma vertente mais exposta. Essa diferença no relevo gera uma variação na incidência de luz, que deve ser maior na parte leste da parcela. Como a maior vantagem do hábito hemiepifítico está na fuga da competição por luz que ocorre nos estratos inferiores da floresta (TODZIA, 1986; MICHALOUD & MICHALOUD-PELLETIER, 1987), é possível que esta variação do relevo atue nos padrões de estabelecimento dessas plantas. Um padrão contrário foi observado na Cordilheira de Tilaran (norte da Costa Rica), onde as figueiras se concentravam nas áreas menos expostas, não ocorrendo em regiões com forte incidência de ventos (DANIELS & LAWTON, 1991). Contudo, a área amostrada na Costa Rica fica a 1500 m acima do nível do mar e a vegetação típica das áreas expostas era baixa (florestas anãs) em relação às matas presentes nos locais abrigados do vento, enquanto a encosta amostrada na Ilha do Cardoso fica a 200 m acima do nível do mar e não existem grandes diferenças estruturais na floresta ao longo da trilha percorrida.

#### 5.4 Uso do dossel florestal

Apenas para figueiras foi detectada diferença significativa na altura de estabelecimento entre as fisionomias florestais estudadas (fig. 13b). A diferença na altura de estabelecimento das figueiras estudadas entre planície e encosta não pode ser explicada pela diferença na altura de seus hospedeiros, pois estes não apresentaram diferenças significativas entre as duas formações (fig. 15). Devido à declividade do relevo, o dossel na vegetação de encosta se apresenta escalonado, com a copa de cada árvore sendo sombreada pela copa da árvore situada imediatamente acima. É possível que esse efeito faça com que uma dada condição microclimática em determinada altura do dossel da encosta seja similar à condição microclimática encontrada em altura inferior no dossel da planície, onde as copas das árvores do dossel são sombreadas apenas por árvores emergentes. Assim, as figueiras encontrariam na planície condições ideais de luminosidade em alturas inferiores em relação à encosta. Portanto, é possível que as figueiras sejam mais exigentes quanto à altura de estabelecimento que as coussapoas, pois enquanto a altura média de estabelecimento para *Ficus* foi maior na encosta, respondendo às aparentes variações estruturais e microclimáticas entre os ambientes amostrados, *C. microcarpa* se mostrou indiferente quanto à altura de estabelecimento entre os dois ambientes.

LAMAN (1996a) demonstrou, em um estudo em Bornéu, que algumas espécies de *Ficus* são adaptadas ao dossel superior enquanto outras ao dossel inferior. Na Ilha do Cardoso é possível que existam espécies de figueiras especializadas em diferentes alturas de estabelecimento, pois a amplitude nos valores encontrados foi alta (média= 14,2 m e desvio padrão= 5,5). Para *C. microcarpa* também foi observada uma grande amplitude nos valores de altura de estabelecimento (média= 12,7 m e desvio padrão= 4,3), o que, no entanto, atesta a menor exigência das coussapoas quanto a altura de estabelecimento. A altura de estabelecimento entre indivíduos reprodutivos e não reprodutivos de *C. microcarpa* não apresentou diferenças significativas (fig. 14), corroborando com a suposição de que as coussapoas são mais generalistas. Entretanto, ambos os gêneros se estabeleceram predominantemente entre 10 e 15 m de

altura, ou seja, no limite superior do sub-bosque, corroborando parcialmente com o padrão relatado por PRÓSPERI *et al.* (2001), segundo o qual as hemiepífitas primárias alcançariam o dossel superior a partir do dossel inferior.

Em relação aos locais de estabelecimento ocupados pelas hemiepífitas estudadas não foram encontradas diferenças significativas entre os dois gêneros. Considerando-se todas as hemiepífitas amostradas o lugar mais comum de estabelecimento foi sobre galhos (47%) seguido por forquilhas (25%), sobre o tronco (14%) e em nós (14%). Em um trabalho realizado em Bornéu com cinco espécies de figueiras, LAMAN (1996a) registrou 45% da amostra ocorrendo sobre troncos, 39% em forquilhas e 16% sobre galhos e também não encontrou diferenças significativas entre as espécies estudadas. Outros estudos também observaram com maior freqüência hemiepífitas estranguladoras estabelecidas sobre forquilhas, troncos e galhos (DANIELS & LAWTON, 1991; ATHREYA, 1999). TODZIA (1986) ao investigar os locais de estabelecimento mais comuns para cinco gêneros de hemiepífitas, constatou que enquanto os gêneros *Cosmibuena* (Rubiaceae), *Havetiopsis* (Clusiaceae), e *Clusia* ocorrem por toda a copa da hospedeira, inclusive na periferia da copa, *Ficus* spp. ocorrem predominantemente sobre a metade superior do fuste, em forquilhas, e sobre a primeira metade dos galhos primários. Já as coussapoas apesar de ocorrerem com maior freqüência na metade superior do fuste, se distribuem por toda a copa do hospedeiro. Como a espécie de *Coussapoa* investigada por TODZIA (1986) era uma hemiepífitas permanente, pode-se dizer, que, de modo geral, esses dados indicam que as hemiepífitas estranguladoras ocorrem, preferencialmente, entre o trecho final do fuste e a base da copa das hospedeiras.

As coussapoas apresentaram diferença nos padrões de estabelecimento entre juvenis e adultos. Aparentemente os indivíduos estabelecidos sobre nós tiveram uma chance reduzida de alcançar a maturidade, enquanto plântulas que se desenvolveram sobre as outras categorias de local de estabelecimento parecem ter chances similares de desenvolvimento (fig. 18). Corroborando com o observado por DANIELS & LAWTON (1991), que registraram que plântulas de *F. crassiuscula* têm probabilidade máxima de alcançar a maturidade quando

estabelecidas em forquilhas, e também observaram uma baixa probabilidade de sucesso no desenvolvimento para aquelas estabelecidas sobre nós de galhos caídos. Portanto, os nós são aparentemente inadequados ao desenvolvimento de hemiepífitas.

Ainda, no tocante ao local de estabelecimento, os gêneros estudados diferiram significativamente em relação ao substrato sobre o qual se estabeleceram. As figueiras apresentaram, em relação às coussapoas, um maior número de indivíduos estabelecidos sobre musgo e um menor número sobre a casca de suas hospedeiras (fig. 19). Tanto *Coussapoa microcarpa* como *Ficus* spp. apresentam sementes pequenas com uma camada de material viscoso e higroscópico envolvendo-as (ver anexo 1), entretanto, os dados indicam que as coussapoas tem maior chance de desenvolvimento sobre superfícies com menor probabilidade de retenção das sementes (como é o caso da casca das hospedeiras) do que as figueiras. Diferenças entre as velocidades de crescimento das raízes e das plântulas de figueiras e de coussapoas devem ser examinadas para avaliar se diferenças intrínsecas aos gêneros podem ser responsáveis por esse padrão. Aparentemente a baixa exigência de *C. microcarpa* quanto ao substrato de estabelecimento em relação às figueiras pode ajudar a explicar a alta densidade e estrutura de tamanho contínua de coussapoas na área estudada, pois quanto maiores as chances de sucesso no estabelecimento, maior será a densidade de regenerantes na população e, conseqüentemente, a estrutura populacional deverá apresentar uma maior continuidade no número de indivíduos por classes de tamanho.

Em um experimento de germinação e estabelecimento de figueiras conduzido em Bornéu com *F. stupenda*, LAMAN (1995a) constatou que o tipo de substrato é determinante no sucesso da germinação da espécie estudada. O sucesso de germinação das sementes alocadas no dossel florestal diminuiu na seguinte ordem de substratos utilizados: madeira podre, solo suspenso, musgo, serrapilheira e casca da hospedeira (LAMAN, 1995a). Os dados aqui apresentados corroboram com os resultados obtidos para *F. stupenda* e apontam para a existência de uma maior especialização do gênero *Ficus* por

determinados microsítios de estabelecimento no dossel florestal em relação às coussapoas.

A influência das hemiepífitas estranguladoras sobre a estrutura do dossel florestal é largamente inexplorada (WILLIANS-LINERA & LAWTON, 1995). Por alcançarem grande porte, as hemiepífitas estranguladoras correm o risco de provocar a morte do hospedeiro ou a quebra do local onde se estabeleceram antes de serem capazes de se auto sustentar. Quando isso acontece, o dano causado à hospedeira pode ser fatal para a própria hemiepífita. Para evitar o dano aos hospedeiros as hemiepífitas devem se estabelecer em galhos ou troncos fortes o suficiente para sustentá-las até que suas raízes se tornem capazes de atuar funcionalmente como um caule e possam, enfim, se tornar indivíduos de vida livre.

Enquanto para as coussapoas houve correlação positiva entre o diâmetro do caule acima do local de estabelecimento (DALE) com o diâmetro (DHOLE) dos hospedeiros no local de estabelecimento (fig. 20a), para as figueiras não foi encontrada tal correlação (fig. 20b). Figueiras, em relação às coussapoas, se estabeleceram em locais de diâmetro significativamente maior independentemente do porte da figueira. Galhos ou forquilhas de menor inclinação e grandes diâmetros são positivamente correlacionados com a biomassa de epífitas e matéria orgânica morta acumulada (INGRAM, 1993). Possuem, portanto, maior capacidade de interceptação e retenção de água e nutrientes (DISLICH, 1996), sendo aparentemente mais adequados ao estabelecimento de hemiepífitas e, particularmente na Ilha do Cardoso, de figueiras. Além das coussapoas mostrarem correlação significativa e positiva entre as variáveis especificadas acima, a média do DHOLE dos jovens foi significativamente menor que a dos adultos. Portanto, para as coussapoas é vantajoso se estabelecer em galhos, troncos ou forquilhas de grande porte para ter maior probabilidade de atingir a maturidade. O DHOLE médio para figueiras não difere significativamente do DHOLE médio para coussapoas adultas. Portanto, o porte do local de estabelecimento ideal ao desenvolvimento de hemiepífitas estranguladoras na Ilha do Cardoso é de aproximadamente 20 cm de diâmetro ou maior (tab. 3).

Existem diferenças entre os dois gêneros quanto à morfologia do sistema estrangulador (raízes adventícias). Aparentemente as figueiras lançam uma raiz em direção ao solo e assim que o solo é alcançado outras raízes estranguladoras são lançadas, seguindo um trajeto helicoidal que circunda e envolve os hospedeiros, ocorrendo inclusive a propagação vegetativa através do brotamento de outras raízes (PRÓSPERI *et al.*, 2001). Dessa forma as figueiras são capazes de colonizar a copa da hospedeira a partir de diversos pontos de ancoragem (PRÓSPERI *et al.*, 2001). As coussapoas lançam, além da raiz em direção ao solo (geralmente apenas uma seguindo trajeto vertical), pares de raízes denominadas grampiformes que circundam o tronco das hospedeiras no sentido horizontal (ver anexo 1). O dano causado por essas raízes tanto no local de estabelecimento como ao longo do percurso da raiz principal, possivelmente, afeta o sistema vascular do hospedeiro por constrição, facilitando assim a quebra do local de estabelecimento. Essa quebra ocasiona com freqüência dano à própria hemiepífita, que pode ir desde um descolamento parcial da hospedeira até a perda da dominância apical devido à quebra parcial ou total de seu sistema caulinar. No caso de estabelecimento em galhos de grande porte, a quebra é menos provável, pois a hospedeira será capaz de resistir às pressões exercidas pelas hemiepífitas. No entanto, *C. microcarpa* parece possuir adaptações fisiológicas de forma que, após o dano no hospedeiro e conseqüente quebra de seu próprio sistema caulinar, os indivíduos de coussapoa iniciam um vigoroso processo de rebrota estimulado provavelmente pela perda da dominância apical. Diversos brotos vegetativos surgem ao longo do caule remanescente e de sua raiz principal, mesmo próximo ao solo (PRÓSPERI *et al.*, 2001), o que facilita a diagnose do dano. Esse processo parece ser favorecido pela maior intensidade luminosa proveniente da clareira aberta pela quebra do hospedeiro.

Nesse estudo foram usados dois parâmetros para quantificar o dano gerado no decorrer do desenvolvimento de hemiepífitas estranguladoras em seus hospedeiros (tab. 4). Apesar da quebra do local de estabelecimento ocasionada pela constrição da hospedeira pelas raízes da hemiepífita ocorrer apenas para coussapoas, e das figueiras alcançarem o estágio de vida livre

com o dobro da frequência, não foi apontada diferença estatística entre as duas espécies para nenhum dos parâmetros. Indicando, portanto, que o tipo de dano causado por ambos os gêneros é semelhante, apesar dos padrões morfológicos das raízes aéreas de *Ficus* e *Coussapoa* apresentarem algumas diferenças marcantes.

## 6-CONCLUSÕES

*Coussapoa microcarpa* tem uma alta densidade na Ilha do Cardoso, com uma população composta principalmente por indivíduos jovens. Além disso, possui um baixo grau de especificidade aos hospedeiros, uma vez que mais de um quarto das árvores consideradas como hospedeiras potenciais (com mais de 35 cm de diâmetro) estão infestadas por essa espécie, que apresentou uma distribuição espacial aleatória. As coussapoas não apresentaram especializações marcantes quanto às exigências por categoria, altura e substrato dos locais de estabelecimento em suas hospedeiras. Entretanto, apesar dos jovens aparentemente ocuparem o espaço de forma aleatória, a probabilidade das coussapoas alcançarem a maturidade diminui em determinadas condições. Por exemplo, sementes que germinam nos nós das hospedeiras e em locais de diâmetro pequeno têm menores chances de alcançar a maturidade. Dessa forma, os locais de estabelecimento mais frequentes para *Coussapoa microcarpa* não correspondem aos melhores locais para o desenvolvimento pleno de seus indivíduos, gerando o efeito de gargalo observado na distribuição por classes de área da secção da raiz à altura do peito (ARP).

O gênero *Ficus* (*Urostigma*) é composto por sete espécies na Ilha do Cardoso, todas elas com densidades típicas de espécies raras. A análise da estrutura populacional desse gênero mostrou que, apesar de raro, sua importância para a estrutura da floresta é compensada pelo grande porte de seus indivíduos que possuem área basal total por hectare quase três vezes

superior à das coussapoas. Entretanto, existe uma aparente dificuldade de sucesso no desenvolvimento de seus indivíduos, pois, nos 3,42 ha amostrados, não foi amostrado nenhum indivíduo com valor de ARP entre 315 cm<sup>2</sup> e 17.600 cm<sup>2</sup> (equivalente a valores entre 21 e 149 cm de diâmetro). As figueiras se mostraram mais especializadas quanto ao tipo de substrato presente no local de estabelecimento, quanto ao diâmetro do local de estabelecimento e quanto à resposta da altura de estabelecimento a possíveis variações microclimáticas quando comparadas às coussapoas.

As principais diferenças entre os gêneros estudados foram: densidade (quatro vezes maior para *Coussapoa*), porte máximo alcançado (maior para os indivíduos de *Ficus*), maior especialização de figueiras quanto ao substrato e diâmetro do local de estabelecimento e tipo de estratégia de fixação da raiz ao hospedeiro (*C. microcarpa* possui um sistema caulinar mais simples enquanto as figueiras formam uma estrutura complexa).

As principais semelhanças entre os dois gêneros foram: hierarquia de tamanho (alta), altura de estabelecimento, tipos de locais de estabelecimento, plasticidade de hábitos (ambos gêneros foram encontrados se desenvolvendo sobre o solo, ruínas e espécies arbóreas) e tipo de dano causado ao hospedeiro (letal para os dois gêneros).

De modo geral as hemiepífitas estranguladoras ocorrem em alta densidade na Ilha do Cardoso e, pelos aspectos de sua biologia aqui investigados, exercem importante papel na estrutura e regeneração do dossel florestal.

## 7-CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo traz à tona importantes informações sobre *Coussapoa microcarpa* e sobre o gênero *Ficus*. Estudos envolvendo hemiepífitas, principalmente as primárias lenhosas, são de extremo valor para a conservação da biodiversidade, uma vez que essas plantas são uma importante fonte de recursos para a fauna de frugívoros (TERBORGH, 1986; ZOTZ & ANDRADE, 2002). Enquanto *Ficus* spp. têm um maior potencial como recurso chave para frugívoros devido ao padrão de frutificação assincrônico apresentado por suas espécies (LAMBERT & MARSHALL, 1991; SHANAHAN *et al.*, 2001; RAGUSA-NETO, 2002), o conhecimento das interações de *Coussapoa microcarpa* com espécies animais é difuso e incompleto e, portanto, sendo um aspecto da ecologia dessa espécie que precisa ser investigado.

MCKEY (1989) ressaltou que em fragmentos florestais existe o problema da redução do tamanho das populações de figueiras e conseqüente restrição das possibilidades de manutenção das populações de vespas que possuem uma relação de interdependência com as figueiras, promovendo a polinização e utilizando os sicônios para sua própria reprodução (JANZEN, 1979). Em paisagens fragmentadas, a probabilidade de extinção local das vespas do figo é maior, devido à dificuldade das vespas polinizadoras encontrarem sicônios receptivos. Isso pode ocasionar, em médio prazo, a extinção das populações de figueiras e, em curto prazo, a falência na capacidade de produção de frutos pelas figueiras (MCKEY, 1989), afetando

negativamente diversas espécies de frugívoros que se alimentam regularmente de figos (SHANAHAN *et al.*, 2001). Portanto, dada a baixa densidade das espécie de figueiras, a conservação de grandes áreas florestadas é fundamental para que as populações dessas plantas ocorram em tamanho viável para a manutenção de seus polinizadores que garantirão a perpetuação das próprias populações de figueiras. Estas, por sua vez, podem ter um papel relevante na manutenção da biodiversidade em florestas tropicais (TERBORGH, 1986).

Infelizmente existem poucos estudos abordando essa guilda de plantas no estado de São Paulo e na Mata Atlântica como um todo. Tendo em vista o avançado grau de degradação deste bioma e o desconhecimento da capacidade de conservação dessas espécies em paisagens fragmentadas, se faz necessário um maior esforço por parte da comunidade científica em estudar as formas de vida pertencentes ao dossel florestal, tanto em áreas de floresta primária como em ambientes degradados.

Estudos mais detalhados sobre o uso do dossel pelas hemiepífitas abordadas nesse trabalho, que tomem medidas de umidade atmosférica e incidência luminosa em diferentes estratos da mata, que avaliem o grau de dependência entre coussapoas e figueiras a seus respectivos hospedeiros, que investiguem a frugivoria, a dispersão e germinação de sementes e o estabelecimento de suas plântulas e que investiguem a velocidade de crescimento dessas espécies são importantes para a melhor compreensão da dinâmica populacional dessas hemiepífitas. Também são necessários estudos enfocando outras espécies de hemiepífitas lenhosas, além de cada espécie de figueira em separado, para então sim efetuar análises consistentes sobre a sobreposição de nicho entre as diferentes espécies de hemiepífitas que coexistem na Mata Atlântica.

Por fim, o desenvolvimento de metodologias de acesso ao dossel e a padronização dos parâmetros avaliados em pesquisas nesse estrato, são importantes para viabilizar a implantação de experimentos permanentes de monitoramento da dinâmica das populações de hemiepífitas e outras plantas comuns no dossel florestal.

## 8-LITERATURA CITADA

ALVES, L. F. **Estrutura, dinâmica e alometria de quatro espécies arbóreas tropicais**. 2000. 139f. Tese (doutorado em Biologia Vegetal). Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

ATHREYA, V.R. Light or presence of host trees: which is more important for the strangler fig? **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, p. 589-603, 1999.

AVELAR, W.E., GALVÃO-BUENO M.S., GIULIETTI A. M., FILHO E. R., ANDRADE-LIMA D., E GEVERTZ R. **Em busca do conhecimento ecológico – uma introdução à metodologia**. 2ª edição. Brasil: Editora Edgard Blücher Ltda, 1995, 113p.

BARROS, F.;MELO, M.M.R.F.; CHIEA, S. A. C.; KIRIZAWA, M.; WANDERLEY, M. G. L., JUNG-MENDAÇOLLI, S. L. Flora fanerogâmica da Ilha do Cardoso. **Boletim do Instituto de Botânica**, v. 1, p.1-184, 1991.

BENZING, D. H. Vascular epiphytes. In: **Forest Canopies**. LOWMAN, M. D.; NADKARNI, N. M. San Diego, CA: Academic Press p. 225-254, 1995.

BERNARDI, J. V. E. **Estudo Quantitativo da Estrutura Vegetal do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, SP**. 2001. 174f. Tese (Doutorado em Geociências e meio ambiente). Instituto de Geociências. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

CARAUTA, J.P.P. *Ficus* (Moraceae) no Brasil: conservação e taxonomia. **Alberto**, Rio de Janeiro, v. 2, p. 1-365, 1989.

CARAUTA, J.P.P.; DIAZ, B.E. **Figueiras no Brasil**. Rio de Janeiro, RJ: Ed. UFRJ, 2002, 212p.

CLARK, D.B.; CLARK, D.A. Population ecology and microhabitat distribution of *Dipterys panamensis*, a neotropical rain forest emergent tree. **Biotropica**, v. 19(3), p.236-244, 1987.

CLARK, D. B.; CLARK, D. A. Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest. **Journal of Tropical Ecology**, V. 6, p. 321-331, 1990.

DANIELS, J.D.; LAWTON, R.O. Habitat and host preferences of *Ficus crassiuscula*, a neotropical strangling fig of the lower-montane rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 79, p. 129-141, 1991.

DIAS, A. C. **Composição florística, fitossociologia, diversidade de espécies arbóreas e comparação de métodos de amostragem na floresta ombrófila densa do Parque Estadual Carlos Botelho/SP-Brasil**. 2005. 203f. Tese (doutorado em Conservação de Ecossistemas Florestais). Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queirós". Universidade de São Paulo, Piracicaba.

Dislich, R. **Florística e estrutura do componente epifítico vascular na mata da Reserva da Cidade Universitária "Armando de Salles Oliveira", São Paulo, SP**. 1996. 183f. Dissertação (Mestrado em Ecologia). Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

ENGEL, L. E.; FONSECA, R. C. B.; OLIVEIRA, R. E. Ecologia de lianas e o manejo de fragmentos florestais. **Série técnica IPEF**, v. 12, p. 43-64, 1988.

FIELD, T. S.; LAWTON, R. O.; DAWSON, T. E. Comparative nutrient relation in canopy-rooted and ground-rooted *Didimopanax pittieri* Marshall. (Araliaceae) hemiepiphytes in a wind-exposed tropical montane rain forest. **Biotropica**, v. 28(4b), p. 774-776, 1996.

FIGUEIREDO, R.A. Ingestion of *Ficus enormis* seeds by howler monkeys (*Alouatta fusca*) in Brazil: Effects on seed germination. **Journal of Tropical Ecology**, v. 9(4), p. 541-543, 1993.

GAUTIER-HION A.; MICHALOUD, G. Are figs always keystone resource for tropical frugivorous vertebrates? A test in Gabon. **Ecology**, v. 70(6), p. 1826-1833, 1989.

GONÇALVES, C.N.; WAECHTER, J.L. Aspectos florísticos e ecológicos de epífitos vasculares sobre figueiras isoladas no norte da planície costeira do Rio Grande do Sul. **Acta Botanica Brasilica**, v. 17(1), p. 89-100, 2003.

HOLBROOK, N. M.; PUTZ, F. E. From epiphyte to tree: differences in leaf structure and leaf water relations associated with the transition in growth form in eight species of hemiepiphytes. **Plant, Cell and Environment**, v. 19, p. 631-642, 1996.

HUTCHINGS, M. J. The structure of plant population. P. 325-358 In: Crawley M. J. (ed). **Plant Ecology**. 2<sup>nd</sup> ed. Oxford, England: Blackwell Scientific Publ, 1997, 718p.

INGRAM, S. W.; NADKARNI, N. M. Composition and distribution of epiphytic organic matter in a neotropical cloud forest, Costa Rica. **Biotropica**, v. 25(4), p. 370-383, 1993.

JANZEN, D. How to be a fig. **Annual Reviews of Ecology and Systematics**, v.10, p. 13-51, 1979.

KAUFMANN, S; MCKEY, D.B.; HOSSAERT-MCKEY, M. e HORVITZ, C.C. Adaptations for a two-phase seed dispersal system involving vertebrates and ants in a hemiepiphyte fig (*Ficus microcarpa*: Moraceae). **American Journal of Botany**, v. 78(7), p. 971-977, 1991.

KNIGHT, D.H. A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. **Ecological Monographs**, v. 45, p. 259-284, 1975.

KREBS, C.J. **Ecological Methodology**. 2<sup>o</sup> ed, New York, EUA: Harper & Row Publishers, 1998,

LAMAN, T.G. *Ficus stupenda* germination and seedling establishment in a Bornean rain Forest canopy. **Ecology**, v. 76(8), p. 2617-2626, 1995a.

LAMAN, T.G. Safety recommendations for climbing rain forest trees with 'single rope technique'. **Biotropica**, V. 27, p. 406-409, 1995b.

LAMAN, T.G. Specialization for canopy position by hemiepiphytic *Ficus* species in a Bornean rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, p. 789-803, 1996a.

LAMAN, T.G. The impact of seed harvesting ants (*Pheidole* sp. Nov.) on *Ficus* establishment in the canopy. **Biotropica**, v. 28, p. 777-781, 1996b.

LAMBERT, F.R.; MARSHALL, A.G. Keystone characteristics of bird-dispersed *Ficus* in a Malaysian lowland rain forest. **Journal of Ecology**, v. 79, p. 793-809, 1991.

LAWTON, R.O.; WILLIAMS-LINERA, G. Hemiepiphyte-host relationships: Research problems and prospects. **Selbyana**, V. 17, p. 71-74, 1996.

MARINHO-FILHO, J. S. **Ecologia e história natural das interações entre palmeiras, epífitas e frugívoros na região do pantanal matogrossense**. 1992. 139f. Tese (doutorado em Ecologia). Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

MCKEY, D. Population biology of figs: Applications for conservation. **Experientia**, v. 45(7), p. 661-673, 1989.

MELO, M. M. R. F. **Composição florística e estrutura de trecho de mata atlântica de encosta, na Ilha do Cardoso, Cananéia, SP**. 1993. 104f. Dissertação (mestrado em Biologia Vegetal). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

MELO, M.M.R.F.; MANTOVANI, W. Composição florística e estrutura de trecho de mata atlântica de encosta, na ilha do Cardoso (Cananéia, SP, Brasil). **Boletim do Instituto de Botânica**, v.9, p. 107-158, 1994.

MICHALOUD, G; MICHALOUD-PELLETIER, S. *Ficus* hemi-epiphytes (Moraceae) and tree supports. **Biotropica**, v. 19, p. 125-136, 1987.

MOFFET, M.W. **The High Frontier**. Cambridge, Massachusetts, and London, England: Harvard University Press. 1993. 180p.

NASON, J.D.; HERRE, E.A. & HAMRICK, J.L. The breeding structure of a tropical keystone plant resource. **Nature**, v. 391, p. 685-687, 1998.

NEGREIROS, O.C.; CARVALHO, C.T.; CESAR, S.F.; DUARTE, F.R.; DESHLER, W.O.; THELEN, K.D. Plano de manejo para o Parque Estadual da Ilha do Cardoso. **Boletim Técnico do Instituto Florestal**, v. 9, p. 1-57, 1974.

NOFFS, M.S.; BAPTISTA-NOFFS, L.J. Mapa da Vegetação do Parque da Ilha Estadual do Cardoso – as Principais Formações, Campos de Jordão, **Anais Congresso Nacional Sobre Essências Nativas**. São Paulo, Instituto Florestal v, 1, p. 613-619, 1982.

PATINO, S.; GILBERT, G. S.; ZOTZ, G.; TYREE, M. T. Growth and survival of aerial roots of hemiepiphytes in a lower montane tropical moist forest in Panamá. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, p. 651-665, 1999.

PAYTON, I.J.; FENNER, M.; LEE, W.G. Keystone species: the concept and its relevance in New Zealand. **Science for Conservation**, v. 203, p1-29, 2002.

PEREIRA, R. A. S.; SEMIR, J. & MENEZES JR., A. O. Pollination and other biotic interactions in figs of *Ficus eximia* Schott (Moraceae). **Revista Brasileira de Botânica**. v. 23(2), 217-224, 2000.

PERRY, D.R. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. **Biotropica**, v.10, 155-157, 1978.

PRÓSPERI, J.; CABALLÉ, G.; CARAGLIO, Y. Lianas and hemiepiphytes: Distribution, development, and adaptations. **Selbyana**. v. 22(2), p. 197-212, 2001.

PUTZ, F. E.; HOLBROOK, N. M. Strangler fig rooting habitats and nutrient relations in the llanos of Venezuela. **American Journal of Botany**. v. 76(6), p. 781-788, 1989.

PUTZ, F. E.; SUSILO, A. Figs and fire. **Biotropica**, v. 26(4), p. 468-469, 1994.

RAGUSA-NETO, J. Fruiting phenology and consumption by birds in *Ficus calyptroceras* (Miq.) Miq. (Moraceae). **Brazilian Journal of Biology**, v. 62(2), p. 339-346, 2002.

RESOLUÇÃO nº 28 da Secretaria Meio Ambiente, 27 de março de 1998. **Plano de Gestão do Parque Nacional da Ilha do Cardoso**.

RIBEIRO, J. E. L. S., HOPKINS, M. J. G., VICENTINI, A., SOTHERS, C.A., COSTA, M.A.S., BRITO, J. M., SOUZA, M.A.D., MARTINS, L.H., LOHMANN, L. G., ASSUNÇÃO, P.A., PEREIRA, E. C., SILVA, C. F., MESQUITA, M. R. & PROCÓPIO, L. C. **Flora da Reserva Ducke**. Manaus: INPA-DFID. Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central, 1999, 800 p.

SANTOS, F.A.M. **Wingini, programa para cálculo do coeficiente de Gini. Versão 1.0.** Universidade Estadual de Campinas, Departamento de Botânica, SP, Brasil. 1996.

SHANAHAN, M.; SO, S.; COMPTON, S. G.; CORLETT, R. Fig-eating by vertebrate frugívoros: a global review. **Biological Review**. v. 76, 529-572, 2001.

SIEGEL, S. **Estatística Não-Paramétrica para as ciências do comportamento.** Ed. MacGraw-Hill do Brasil, Ltda, 1975, 349 p.

SOKAL, R.R, & ROHLF, F.J. **Biometry**. 3<sup>th</sup> ed, New York: W. H. Freeman and Company, 1995, 850p.

SUGIYAMA, M. **Estudo de florestas na restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP**, 1996. 115f. Dissertação de mestrado. Instituto de Botânica, São Paulo, SP, 115p.

TERBORGH, J. Keystone plant resources in the tropical Forest. P 330-344 In: M.E. Soulé (ed.). **Conservation Biology** Sinauer, Massachussetts, 1986.

THOMSON, J. D.; DENT-ACOSTA, S.; ESCOBAR-PÁRAMO, P. Within-crown flowering synchrony in strangler figs, and its relationship to allofusion. **Biotropica**. v. 29 (3), p. 291-297. 1997.

TING, I. P., J. HANN, N. M. HOLBROOK, F. E. PUTZ, L. STERNBERG, D. PRICE, & G. GOLDSTEIN. Photosynthesis in hemiepiphytic species of *Clusia* and *Ficus*. **Oecologia**, v. 74, p. 339-346. 1987.

TITUS, J. H.; HOLBROOK, N.M. E PUTZ, F.E. Seed germination and seedling distribution of *Ficus pertusa* and *F. tuerckheimii*: Are strangler fig autotoxic?. **Biotropica**, v. 22(4), p. 425-428. 1990.

TODZIA, C. Grow habits, host tree species, and density of hemiepiphytes in Barro Colorado Island, Panamá. **Biotropica**. v. 18, p. 22-27, 1986.

WEINER, J.; SOLBRIG, O. T. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations, **Oecologia**, v. 61, p. 334–336, 1984.

WILLIAMS-LINERA, G.; LAWTON, R. O. The ecology of hemiepiphytes in forest canopies p. 255-283. In M. D. Lowman. & N. M. Nadkarni (eds.). **Forest canopies**. 3<sup>st</sup> ed. Academic Press, San Diego. 1995. 624p.

ZOTZ, G.; ANDRADE, J.L. La ecología y la fisiología de las epífitas y las hemiepífitas. In: **Ecología y conservación de bosques neotropicales**. M. Guariguata & G. Kattan (eds.). Libro Universitario Regional, Cartago, Costa Rica. 2002. p 598.

APÊNDICE

Anexo 1 : fotos de *Coussapoa microcarpa* (todas as fotos são do autor).



Aspecto de uma plântula



Aspecto de uma hemiepífita jovem



Aspecto da raiz



Aspecto de um ramo com frutos

Anexo 1:continuação.



Aspecto de um adulto



Aspecto de um adulto cujo hospedeiro se decompôs



Aspecto das sementes de coussapoa  
(comprimento médio = 2,5 mm).

Anexo 2 fotos das espécies de *Ficus* (todas as fotos são do autor).



*Ficus arpazusa*



Detalhe dos sicônios de *F. arpazusa*



ramo de *Ficus enormis*



detalhe da estípula de *F. enormis*



sicônios de *F. enormis*



*Ficus organensis*



detalhe do sicônio de *F. organensis*

Anexo 2 continuação.



Plântula de *Ficus gomelleira*



sicônios de *F. gomelleira*  
caídos ao pé da árvore



Exsicata de plântula de  
*Ficus sp.1*



Ramo de um indivíduo de *ficus sp.2*

## Anexo 2continuação.



*F. enormis* estabelecida ao lado do tronco, note um indivíduo de *clusia criuva* estabelecido em 1° plano no mesmo hospedeiro.



*F. enormis* estabelecida em nó do hospedeiro. Foto tirada no município de São Paulo.



*F. gomelleira* cujo hospedeiro se decompôs.



*F. organensis* cujo hospedeiro se decompôs.